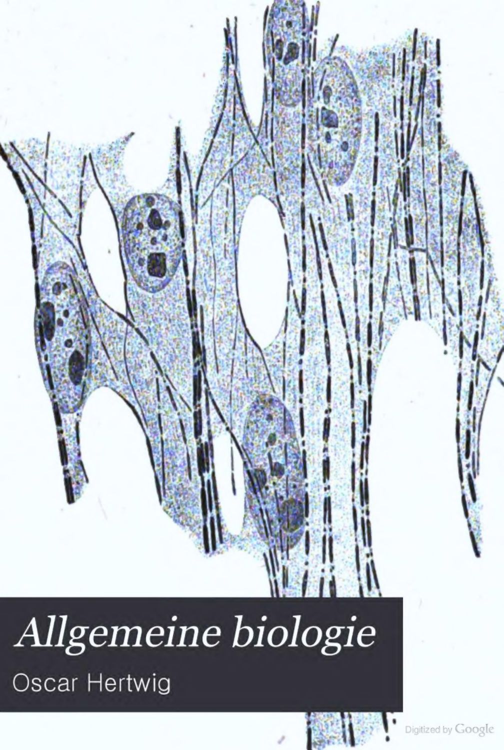


Allgemeine biologie

Oscar Hertwig

Digitized by Google

ARTES 1837 SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN

Digitized by Google

Digitized by Google

ARTES 1837 SCIENTIA
LIBRARY VERITAS OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

QH
307
.H57
1920

ALLGEMEINE BIOLOGIE

VON

OSCAR HERTWIG

FÜNFTE, VERBESSERTE UND ERWEITERTE AUFLAGE

BEARBEITET VON

OSCAR HERTWIG UND GÜNTHER HERTWIG

DIREKTOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN

PRIVATDOZENT DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT FRANKFURT A. M.

MIT 484 TEILS FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT

SEMPER BONIS ARTIBUS

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Digitized by Google

Copyright 1912
by GUSTAV FISCHER, Publisher, Jena.

Digitized by Google

Vorwort zur fünften Auflage.

Um den Fortschritten, die seit Erscheinen der vierten Auflage (1912) auf dem Gebiete der allgemeinen Biologie erfolgt sind, Rechnung zu tragen und trotzdem den Umfang des Lehrbuches nicht noch weiter zu erhöhen, ist es notwendig geworden, an mehreren Stellen stärkere Kürzungen des Inhalts vorzunehmen. So wurde das XIX. Kapitel: „Besprechung der Keimplasmatheorie von WEISMANN“ und ebenso das XXXI. Kapitel: „Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorien“ ganz gestrichen. Es konnte dies jetzt um so mehr geschehen, als das inzwischen neu erschienene Werk von OSCAR HERTWIG: „Das Werden der Organismen. Zur Widerlegung von DARWINS Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung“ (2. Aufl., 1918) eine zusammenhängende Darstellung der wichtigsten historischen Fragen der Entwicklungslehre bietet, so daß es leicht zur Ergänzung herangezogen werden kann. Außerdem wurde eine größere Zahl von Figuren, wenn sie sich an verschiedenen Stellen des Textes wiederholten, gestrichen und hierdurch wieder Raum zur Neuaufnahme einiger lehrreicher Abbildungen wie Fig. 248, 254, 264, 265, 266, 267, 306, 332, 446, 455, 471 gewonnen. Die hauptsächlichsten Veränderungen des Textes betreffen die Abschnitte über Bastardierung, über die sekundären Geschlechtscharaktere, über die Bestimmung des männlichen oder weiblichen Geschlechts, über Transplantation, über die Wirkung von Hormonen auf die Gestaltbildung usw.

Da der Verfasser der allgemeinen Biologie noch durch andere wissenschaftliche Arbeiten und durch erhöhte Lehrtätigkeit infolge der Einrichtung von Zwischensemestern sehr stark in Anspruch genommen war, ist er bei Veranstaltung der 5. Auflage durch seinen Sohn GÜNTHER HERTWIG, Privatdozent der Anatomie in Frankfurt a. M. unterstützt und entlastet worden. Von ihm rührt ausschließlich die Neubearbeitung des XXII. Kapitels der vierten Auflage: „Die Geschlechtsbestimmung und das Sexualitätsproblem“ her, welches aus diesem Anlaß eine neue Stellung im Zusammenhang des Ganzen als nunmehr XXVI. Kapitel erhalten hat.

390946

Digitized by Google

So übergeben wir denn gemeinsam die fünfte Auflage der „Allgemeinen Biologie“ der Oeffentlichkeit mit dem Wunsche, daß sie auch in der gegenwärtigen Zeit, die politisch und sozial stark verändert mit schweren Aufgaben ringt, das Ihrige zur Pflege und zum Fortschritt biologischer Forschung beitragen und auch in weiteren Kreisen Interesse und Verständnis für sie erwecken möge. — Dem Herrn Verleger Dr. GUSTAV FISCHER sei noch unser herzlicher Dank für die rasche Drucklegung unter schwierigen Verhältnissen ausgesprochen.

Berlin-Grunewald und Frankfurt a. M., Januar 1920.

Oscar Hertwig und **Günther Hertwig.**

Vorwort zur zweiten Auflage.

Nachdem seit einer Reihe von Jahren der erste Band vom Lehrbuch: „Die Zelle und die Gewebe“ vergriffen war, habe ich jetzt Zeit zur Veranstaltung einer zweiten Ausgabe gefunden. Dieselbe hat sehr eingreifende Veränderungen erfahren. Die beiden Bände der ersten Auflage waren in einem Zwischenraum von 6 Jahren erschienen, was manche Ungleichmäßigkeiten in der Darstellung mit sich gebracht hat. Diese mußten entfernt und die zwei zu verschiedenen Zeiten entstandenen Hauptteile zu einem mehr einheitlichen und zweckmäßiger gegliederten Ganzen zusammengearbeitet werden. Auch war den zahlreichen, in 12 Jahren gemachten Fortschritten auf dem Gebiete der Morphologie und Physiologie der Zelle in gebührender Weise gerecht zu werden; ich erinnere nur an die Vertiefung des Reduktionsproblems, an die Synapsis, an die Merogonie, an die künstliche Parthenogenese, an die Keimplasmarelation, an die Lehren der physiologischen Chemie von den Agglutininen, Hämolysinen, Präzipitinen, den sogenannten biologischen Reaktionen, und an die Experimente über Vererbung erworbener Eigenschaften.

So mußten in der zweiten Auflage viele neue Tatsachen und Lehren aufgenommen, ganze Abschnitte vollständig umgearbeitet, namentlich im zweiten Teile eine Umgruppierung und andere Disposition vieler Kapitel vorgenommen werden. Man wird daher die verbessernde Hand fast auf jeder Seite wahrnehmen, so daß in der zweiten Auflage ein wesentlich verändertes Buch vorliegt. Auch äußerlich kommt dies darin zum Ausdruck, daß die beiden Bände der ersten Auflage jetzt zu einem Band zusammengefaßt sind und die Anzahl der Textfiguren von 257 auf 371 gestiegen ist.

Digitized by Google

Ich fand es zweckmäßig, dem Lehrbuch in der zweiten Auflage zugleich auch einen neuen Titel zu geben und es „Allgemeine Biologie“ zu nennen. Als „Allgemeine Biologie“ bezeichne ich die Wissenschaft, welche von zusammenfassenden Gesichtspunkten aus die Morphologie und Physiologie der Zelle und die großen, hiermit zusammenhängenden Fragen des Lebens: den elementaren Aufbau und die Grundeigenschaften der lebenden Substanz, die Probleme der Zeugung, der Vererbung, der Entwicklung, des Wesens der Species oder der naturhistorischen Art usw. behandelt.

Daß in der Darstellung und Auswahl des Stoffes noch viele Lücken bestehen, und daß der Inhalt einer allgemeinen Biologie, wie er mir vorschwebt, noch in sehr ungleichmäßiger Weise behandelt worden ist und noch mancher wichtigen Kapitel entbehrt, die hierher gehörten und zur Vervollständigung und Abrundung der Lehre vom Leben hätten aufgenommen werden müssen, bin ich mir wohl bewußt, doch ich mußte mir, und dies mag zur Entschuldigung dienen, eine Beschränkung in der Auswahl und Verarbeitung des so außerordentlich umfangreichen, überwältigenden Lehrmaterials auferlegen, wenn anders sich das Erscheinen der zweiten Auflage nicht noch um Jahre verzögern sollte.

Grunewald bei Berlin, Oktober 1905.

Vorwort zur ersten Auflage des ersten Teiles.

> „Jedes lebende Wesen muß als ein Mikrokosmus betrachtet werden, als ein kleines Universum, das aus einer Menge sich selbst fortpflanzender Organismen gebildet wird, welche unbegreiflich klein und so zahlreich sind, als die Sterne am Himmel.“
>
> Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen.

Wer die zahlreichen Lehrbücher der Histologie überblickt, wird finden, daß in ihnen viele Fragen, die in der wissenschaftlichen Forschung sich eines lebhaften Interesses erfreuen, kaum berührt werden, und daß manche Wissensgebiete, die mit der Histologie auf das engste zusammenhängen, von der lehrbuchmäßigen Darstellung mehr oder minder ausgeschlossen sind. Der Leser erfährt, wie die Zelle und die aus ihr hervorgehenden Gewebe unter dem Mikroskop je nach den verschiedenen Präparationsmethoden aussehen, aber er erfährt sehr wenig von den Lebenseigenschaften der Zelle, von den wunderbaren Kräften, welche in dem kleinen Zellorganismus schlummern und sich dem Forscher in so mannigfacher Weise bald an diesem, bald an jenem Untersuchungsobjekt

Digitized by Google

in den Phänomenen der Protoplasmabewegung, der Reizbarkeit, des Stoffwechsels und der Zeugung offenbaren. Wer sich in dieser Richtung augenblicklich eine dem Stand der Wissenschaft entsprechende Vorstellung von dem Wesen des Zellorganismus verschaffen will, muß die Fachliteratur studieren.

Die Ursache hierfür ist leicht zu entdecken: sie ist hauptsächlich in der Trennung eines früher einheitlichen Lehrfaches in die Fächer der menschlichen Anatomie und Physiologie zu suchen. Die Scheidung der Lehrgebiete hat sich bis auf die Zelle ausgedehnt, nur ist sie hier, wie mir scheint, weniger angebracht. Denn die Trennung, welche für das Studium des menschlichen Körpers in vieler Hinsicht eine Förderung und eine Notwendigkeit ist trotz mancher Nachteile, die sie naturgemäß auch mit sich bringt, ist für das Studium der Zelle nicht durchführbar und hat in Wirklichkeit nur dazu geführt, daß neben der Anatomie die Physiologie der Zelle, zwar nicht als Wissenschaft, aber doch als Lehrgegenstand, stiefmütterlich behandelt worden ist, und daß Vieles von dem Besten, was Forscherfleiß zutage gefördert hat, nicht in entsprechender Weise durch die Lehre weiter fruchtbar gemacht wird.

Mit dem vorliegenden Buch habe ich das gewohnte Geleise verlassen, und um dies äußerlich auch anzuzeigen, zu dem Haupttitel „Die Zelle und die Gewebe“, noch den zweiten Titel „Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie“ hinzugefügt.

Wie von meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, kann ich auch von dieser Arbeit sagen, daß sie in enger Fühlung mit meiner akademischen Lehrtätigkeit entstanden ist. Der Inhalt des jetzt erscheinenden ersten Buches, in welchem ich ein zusammenfassendes Bild von dem Bau und dem Leben der Zelle zu entwerfen versuche, hat zum großen Teil auch den Gegenstand für zwei öffentliche Vorlesungen abgegeben, welche ich seit vier Jahren an der Berliner Universität unter dem Titel: „Die Zelle und ihr Leben“ und „Theorie der Zeugung und Vererbung“ gehalten habe.

Zu dem Antrieb, die oft mündlich von mir vorgetragenen Anschauungen auch im Druck einem weiteren Leserkreis mitzuteilen, gesellte sich als zweiter Antrieb noch der Wunsch, zugleich eine zusammenfassende Darstellung für eigene Untersuchungen zu finden, die teils in verschiedenen Zeitschriften zerstreut, teils in den mit meinem Bruder gemeinsam herausgegebenen sechs Heften, „Zur Morphologie und Physiologie der Zelle“, erschienen sind.

Endlich habe ich noch ein drittes Moment hervorzuheben, welches mich bei der Abfassung geleitet hat. Die Grundzüge der „allgemeinen Anatomie und Physiologie“ bilden eine Ergänzung und ein Seitenstück zu meinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere“. In demselben habe ich die Gesetze darzustellen ver-

Digitized by Google

sucht, welche die tierische Formbildung beherrschen, die Gesetze, nach denen sich das Zellmaterial, welches durch fortgesetzte Teilung aus der befruchteten Eizelle entsteht, durch ungleichmäßiges Wachstum, durch komplizierte Faltenbildung und Einstülpung in Keimblätter und schließlich in die einzelnen Organe sondert.

Neben der Massenverteilung und Anordnung des Zellmateriales oder neben der morphologischen Differenzierung spielt sich nun aber im Entwicklungsleben noch eine zweite Reihe von Prozessen ab, welche man als die histologische Differenzierung zusammenfassen kann. Durch sie wird das schon morphologisch gesonderte Zellmaterial überhaupt erst in den Stand gesetzt, die verschiedenen Arbeitsleistungen zu verrichten, in welche sich der Lebensprozeß des fertig entwickelten Gesamtorganismus zerlegen läßt.

Im „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte" konnte auf die zweite, mehr physiologische Seite des Entwicklungsprozesses aus Zweckmäßigkeitsgründen nicht näher eingegangen werden. Insofern bildet die Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe, wie ich oben sagte, eine notwendige Ergänzung und ein Seitenstück zu ihm. Dies wird dem Leser schon in dem ersten, hier vorliegenden Teil des Lehrbuches, welcher allein die Zelle zum Gegenstand hat, bemerkbar werden. Denn nicht nur findet sich im VII. (jetzt XI.) Kapitel eine ausführliche Darstellung der Anatomie und Physiologie der Zeugung, welche in letzter Instanz, wie des Näheren ausgeführt ist, „ein reines Zellenphänomen" ist: sondern es handelt auch noch am Schlusse das XI. (jetzt XIII.) Kapitel, betitelt „Die Zelle als Anlage eines Organismus", ausführlich von den älteren und neueren Vererbungstheorien.

Noch mehr aber wird der zweite Teil des Buches, welcher die Lehre von den Geweben umfaßt und etwa den gleichen Umfang wie der erste Teil erreichen wird, eine Ergänzung zur „Entwicklungsgeschichte" bilden. Denn es wird in ihm neben der Beschreibung der Gewebe ein besonderes Gewicht auf ihre Entstehung oder Histogenese und auf die physiologischen Ursachen der Gewebebildung gelegt werden; damit wird auch die zweite Seite des Entwicklungsprozesses, die histologische Differenzierung, ihre Darstellung finden.

Wissenschaftliche Gesichtspunkte sind es in erster Linie gewesen, welche mich bei der Darstellung, die ich, soweit es möglich ist, zu einer gemeinverständlichen zu machen bemüht war, überall geleitet haben. Das wenigstens nach besten Kräften angestrebte Ziel war mir, den wissenschaftlichen Standpunkt zu fixieren, welchen die Lehre von der Zelle und den Geweben augenblicklich einnimmt.

Für wichtigere Theorien habe ich ein Bild von ihrem historischen Entwicklungsgang zu entwerfen versucht; in schwebenden Streitfragen habe ich oft die verschiedenen Meinungen einander gegenübergestellt. Wenn in der Darstellung, wiewohl naturgemäß, meine Auffassung von

Digitized by Google

der Zelle in den Vordergrund tritt, und wenn ich dabei hier und dort von den Ansichten und Deutungen hervorragender und von mir hochgeschätzter Forscher abweiche, so glaube ich ihnen das Geständnis zu schulden, daß ich darum weder die von mir bevorzugte Auffassung für die unbedingt richtige halte, noch viel weniger aber von entgegengesetzten Auffassungen gering denke. Denn der Gegensatz der Meinungen ist zum Leben und zur Entwicklung der Wissenschaft notwendig; und wie ich in verschiedenen historischen Exkursen habe durchblicken lassen, schreitet gerade im Widerspruch der Meinungen und Beobachtungen die Wissenschaft am raschesten und erfolgreichsten vorwärts. Wie in unserer Natur begründet ist, sind fast alle Beobachtungen und die aus ihnen gezogenen Schlüsse einseitig und sind daher fortwährend einer Korrektur bedürftig. Wie sehr aber muß dies der Fall sein bei dem Gegenstand vorliegender Untersuchung, bei der Zelle, welche selbst ein wunderbar komplizierter Organismus ist, „ein kleines Universum", in dessen Zusammensetzung wir mit unseren Vergrößerungsgläsern, mit chemisch-physikalischen Untersuchungsmethoden und Experimenten nur mühsam einzudringen vermögen.

Berlin, Oktober 1892.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur ersten Auflage des zweiten Teiles.

La science ne consiste pas en faits, mais dans les conséquences, que l'on en tire.
Claude Bernard.

Dem im Jahre 1893 erschienenen ersten Teil meiner allgemeinen Anatomie und Physiologie habe ich den zweiten Teil nicht so bald, als ursprünglich beabsichtigt war, folgen lassen können, wie ich hoffe, nicht zum Schaden des vorliegenden Buches. Denn die fünf Jahre, die seitdem verflossen sind, zeichnen sich gerade durch fruchtbringende Forschungen und Diskussionen über Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie und namentlich über solche aus, welche einen wesentlichen Inhalt dieses Buches ausmachen.

Der Umstand, daß ich selbst in die Diskussion mit verwickelt wurde, ist die eigentliche Ursache der eingetretenen Pause gewesen. Ich habe sie benutzen müssen, um mich in meinen „Zeit- und Streitfragen der Biologie" mit verbreiteten Ansichten auseinanderzusetzen, mit welchen nach meiner Auffassung viele fundamentale Fragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie nicht in Einklang zu bringen sind.

Digitized by Google

In der Schrift: „Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen“ nahm ich Stellung zum Neu-Darwinismus, wie man häufig die Richtung bezeichnet, welche WEISMANN in zahlreichen Schriften: Ueber Vererbung, über Keimplasma, über Allmacht der Naturzüchtung, über Germinalselektion etc., vertritt. In der zweiten Streitschrift: „Mechanik und Biologie“ ging ich auf die Entwicklungsmechanik von ROUX ein, welche die „Mosaiktheorie der Entwicklung“ als Frucht hervorgebracht hat.

So gehören jene beiden Schriften mit zu den Vorarbeiten für den zweiten Teil des Lehrbuches. Mit seiner Veröffentlichung glaube ich das Programm erfüllt zu haben, welches ich 1893 im Vorwort der „Zelle“ aufstellte. Ich habe als Ergänzung zu meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte jetzt auch die physiologische Seite des Entwicklungsprozesses, die Entstehung der Gewebe, überhaupt die physiologischen Ursachen der Gewebe- und Organbildung nach den verschiedensten Richtungen erörtert.

Wer den Inhalt der einundzwanzig Kapitel übersieht, wird finden, daß das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus, daß die Gesetze der Arbeitsteilung und der physiologischen Integration, daß ferner die äußeren und die inneren Faktoren der organischen Entwicklung, die Frage nach der Vererbung neu erworbener Eigenschaften und das biogenetische Grundgesetz eingehend besprochen werden. Hierbei war es überall mein Bestreben, den Organismus der Zelle mit seinen anatomischen und physiologischen Eigenschaften zum Mittelpunkt der Darstellung zu machen und in ihm die Grundlage zum wissenschaftlichen Ausbau einer Entwicklungstheorie zu finden. Daher habe ich auch im Unterschied zur Theorie der Epigenesis, der Pangenesis, der Keimplasma- und Mosaik-, sowie der Idioplasmatheorie meine Anschauungen, welche sich in manchen Zügen von denen anderer Forscher unterscheiden, als die Theorie der Biogenesis bezeichnet, um gleich mit dem Namen die zentrale Stellung hervorzuheben, welche in ihr der Organismus der Zelle als die elementare Lebenseinheit der organischen Schöpfung einnimmt.

Eine große Fülle von Tatsachen, welche in den Zeitschriften der biologischen und medizinischen Literatur zerstreut sind, habe ich hier zum ersten Male in einer lehrbuchmäßigen Darstellung zusammengefaßt. Daneben ziehen sich mannigfache theoretische Erörterungen als leitender Faden durch alle Kapitel hindurch. In bezug auf letztere wird vielleicht von manchen Seiten der Vorwurf erhoben werden können, daß sie für ein Lehrbuch eine zu stark ausgeprägte, subjektive Färbung erhalten haben, und daß in ihnen noch ein Hauch aus den verschiedenen polemischen Erörterungen des letzten Jahrzehnts hindurchzieht.

Auch ich fühle dies, wenn ich als möglichst objektiver Kritiker mich meiner Arbeit gegenüberstelle; finde es aber entschuldbar angesichts der zurzeit herrschenden Gegensätze, welche ihrer Natur nach nicht zu

Digitized by Google

überbrücken sind, und in Anbetracht des Umstandes, daß es sich um Fragen von allgemeiner und großer Tragweite handelt, über welche eine bestimmte Meinung sich zu bilden für den biologischen Forscher wichtig ist, welche aber zurzeit nicht einer Beweisführung, wie viele grundlegende Lehrsätze der Physik und Chemie, zugänglich sind. Auch glaube ich, daß den Vorwurf, den vielleicht manche erheben, andere wieder als Vorzug empfinden werden, besonders die größere Anregung, die eine lebhafter gefärbte Darstellung zur Beschäftigung mit den vorliegenden Problemen gibt.

Jedenfalls aber wird, wie ich hoffe, auch der Leser, welcher den oben besprochenen Tadel erhoben hat, auf der anderen Seite anerkennen, daß ich bei allen theoretischen Erörterungen das durch Beobachtung und Experiment gelieferte Tatsachenmaterial als Ausgang und Grundlage benutzt habe, daß ich auf Grund desselben mir in allen Fragen einen eigenen Standpunkt zu bilden bemüht war, und daß ich zum ersten Male Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, wichtige Beobachtungen und Experimente, welche in anderen Lehrbüchern gewöhnlich keinen Platz finden, zum Gegenstand einer zusammenhängenden, in sich geschlossenen, lehrbuchmäßigen Darstellung gemacht habe. Mögen hierdurch dem Studium der allgemeinen Anatomie und Physiologie, welche viele zu kräftiger Entfaltung bereite Keime in sich trägt, Freunde und erfolgreiche Mitarbeiter gewonnen werden.

Berlin, im März 1898.

Oscar Hertwig.

Digitized by Google

Inhalt.

Erster Hauptteil.

Die Zelle als selbständiger Organismus.

Seite

Erstes Kapitel. Geschichtliche Einleitung . . . 3
Die Geschichte der Zellentheorie . . . 4
Die Geschichte der Protoplasmatheorie . . . 7

Zweites Kapitel. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle . . . 10
I. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers . . . 11
a) Begriff des Protoplasma und seine Berechtigung . . . 11
b) Charakteristik des Protoplasma in physikalischer, chemischer und morphologischer Beziehung . . . 12
c) Protoplasmastruktur . . . 18

Drittes Kapitel . . . 28
II. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Zellkerns (Nucleus) . . . 28
a) Form, Größe und Zahl der Kerne . . . 29
b) Die Kernsubstanzen . . . 30
c) Die Kernstruktur. Beispiele für die verschiedene Beschaffenheit derselben 36
III. Gibt es kernlose Elementarorganismen? . . . 47
IV. Die Zentralkörperchen (Zentriolen) der Zellen . . . 49
V. Hypothesen über die Elementarstruktur der Zelle . . . 55
1. Die Micellarhypothese von Nägeli . . . 56
2. Die Hypothese von elementaren Lebenseinheiten der Zelle, den Bioblasten . . . 58

Viertes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . 62
I. Stoffwechsel und formative Tätigkeit . . . 63
Allgemeine Charakteristik . . . 63
I. Die Stoffaufnahme und Stoffabgabe der Zellen . . . 64
1. Die Aufnahme und Abgabe gasförmiger Stoffe . . . 64
2. Die Aufnahme und Abgabe flüssiger Stoffe . . . 68
3. Die Aufnahme fester Körper . . . 75
II. Die Stoffumsetzung und die formative Tätigkeit der Zelle . . . 78
1. Die Chemie des Stoffumsatzes . . . 79
2. Zur Morphologie des Stoffumsatzes . . . 85
a) Die leblosen ungeformten Produkte des Stoffwechsels . . . 86
b) Die durch formative Tätigkeit entstandenen, geformten Protoplasmaprodukte . . . 91
Die inneren Plasmaprodukte (Innere Skelette 91. Trophoplasten 91. Granula 97. Chondriosome 98. Mitochondrien 102. Chromidien 104. Dotterkern 105. Nesselkapseln 108. Faserförmige Differenzierungen 108).
Die äußeren Plasmaprodukte . . . 114

Fünftes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . 121
II. Die Bewegungserscheinungen . . . 121
1. Die Protoplasmabewegung . . . 121
a) Bewegungen nackter Protoplasmakörper . . . 122
b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen . 125
c) Erklärungsversuche der Protoplasmabewegung . . . 127

Digitized by Google

Seite

2. Die Geißel- und Flimmerbewegung . . . 130
a) Zellen mit Geißeln . . . 131
b) Zellen mit vielen Flimmern . . . 134
3. Die kontraktilen Vakuolen oder Behälter einzelliger Organismen . . . 139
4. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung . . . 141

Sechstes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . 143
IIIa. Das Wesen der Reizerscheinungen . . . 143
Das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus . . . 144
Verschiedene Formen der Kausalität . . . 145
Die Bedeutung der vielen Ursachen . . . 150
Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismus, zwischen Mechanischem und Organischem . . . 153

Siebentes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . 156
IIIb. Untersuchung der einzelnen Reizarten . . . 156
1. Thermische Reize . . . 157
2. Lichtreize . . . 163
3. Reizwirkungen der Röntgen- und Radiumstrahlen . . . 169
4. Elektrische Reize . . . 169
a) Allgemeine Erscheinungen . . . 169
b) Erscheinungen der Galvanotaxis (Galvanotropismus) . . . 171
5. Mechanische Reize . . . 173
6. Chemische Reize . . . 174
a) Erste Gruppe von Versuchen.
Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen 174
b) Zweite Gruppe von Versuchen.
Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen . . . 178
1. Gase . . . 178
2. Flüssigkeiten . . . 179

Achtes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . 185
IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung . . . 185
Geschichte der Zellenentstehung . . . 185
A. Der Prozeß der Kernteilung und seine verschiedenen Arten . . . 187
I. Die Kernsegmentierung. Mitose. Karyokinese . . . 187
a) Zellteilung bei Salamandra maculata . . . 189
Prophase. Vorbereitung des Kerns zur Teilung . . . 189
Metaphase der Teilung . . . 191
Anaphase der Teilung . . . 192
Telophase der Teilung . . . 193
b) Teilung der Eizellen von Ascaris megalocephala . . . 194
c) Teilung der Eier von Echinodermen . . . 197
d) Teilung pflanzlicher Zellen . . . 201
e) Beispiele von karyokinetischen Teilungsfiguren bei einzelligen Organismen . . . 204
f) Isoliert dastehende Abweichungen von der gewöhnlichen Karyokinese . . . 208
g) Historische Bemerkungen und strittige Fragen der Kernsegmentierung . . . 211
h) Allgemeine Probleme der Kernsegmentierung . . . 218
1. Das proportionale Kernwachstum . . . 218
2. Das Zahlengesetz der Chromosomen . . . 219
3. Die Theorie der Chromosomenindividualität . . . 221
4. Die Bedeutung der ganzen Karyokinese . . . 235
II. Die Kernzerschnürung (direkte Kernvermehrung, Fragmentierung, Amitose, amitotische Teilung . . . 225
III. Endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung . . . 229
Beeinflussung der Kernteilung durch äußere Faktoren. Abnorme Kernteilungsfiguren. Kerndegenerationen . . . 230
Beeinflussung durch Radium- und Röntgenstrahlen . . . 237

Neuntes Kapitel . . . 240
B. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung des Verlaufs der Zellteilung . . . 240

Digitized by Google

Seite
1. Allgemeine Regeln . . . 240
2. Uebersicht der Arten der Zellteilung . . . 249
I a. Die äquale Teilung . . . 250
I b. Die inäquale Teilung . . . 251
I c. Die Knospung . . . 254
II. Partielle Teilung . . . 255
III. Die Vielzellbildung . . . 257
3. Experimentelle Abänderung der Zellteilung . . . 260
Das Problem von der Urzeugung der Zelle . . . 263
Zehntes Kapitel . . . 270
I. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt . . . 270
1. Beobachtungen über Stellungen des Kerns, welche auf eine Beteiligung bei formativen und nutritiven Prozessen hinweisen . . . 271
2. Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma schließen läßt . . . 275
II. Die Kernplasmarelation . . . 279
Elftes Kapitel. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung . . . 288
I. Die Morphologie des Befruchtungsprozesses und der mit ihm zusammenhängenden Ei- und Samenreife . . . 291
1. Die Befruchtung und Reifung der Geschlechtszellen im Tierreich . . . 292
A. Die Befruchtung des Eies . . . 292
a) Echinodermeneier . . . 292
b) Ascaris megalocephala . . . 295
B. Der Reifeprozeß von Ei- und Samenzelle . . . 298
a) Spermatogenese . . . 299
b) Oogenese . . . 302
c) Theoretische Betrachtungen . . . 305
C. Uebersicht über Modifikationen der Reife- und Befruchtungserscheinungen im Tierreich und strittige Fragen . . . 307
I. Das Reduktionsproblem . . . 307
a) Die eumitotische Reifungsteilung . . . 307
b) Die pseudomitotische Reifeteilung . . . 308
c) Abweichender Verlauf der Reifung bei Bienen . . . 312
II. Der Dimorphismus der Spermatozoen und die Heterochromosomen (sex-chromosomes) . . . 316
III. Ueberfruchtung (Polyspermie) . . . 322
IV. Beobachtungen, betreffend das weitere Schicksal des beim Befruchtungsakt vereinten väterlichen und mütterlichen Chromatins des Keimkerns . . . 326
a) Die Autonomie des väterlichen und mütterlichen Chromatins . 326
b) Die Synapsis . . . 328
2. Die Befruchtung der Phanerogamen . . . 330
3. Die Befruchtung der Infusorien . . . 335
4. Die verschiedene Form der Geschlechtszellen. Die Aequivalenz ber beim Zeugungsakt beteiligten Stoffe und die Begriffe „männliche und weibliche Geschlechtszellen“ . . . 341
5. Die Urformen der geschlechtlichen Zeugung und die Entstehung von Geschlechtsdifferenzen zwischen den kopulierenden Zellen . . . 346
Zwölftes Kapitel . . . 356
II. Die Physiologie des Befruchtungsprozesses . . . 356
1. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen . . . 356
A. Die Parthenogenese oder Jungfernzeugung . . . 359
a) Die natürliche Parthenogenese . . . 360
b) Künstliche oder experimentelle Parthenogenese . . . 368
c) Die Apogamie . . . 377
B. Die Merogonie . . . 377
2. Die sexuelle Affinität . . . 379
a) Die sexuelle Affinität im allgemeinen . . . 379
b) Die sexuelle Affinität im einzelnen und ihre verschiedenen Abstufungen 383
α) Die Selbstbefruchtung . . . 384
β) Die Bastardbefruchtung . . . 388
γ) Beeinflussung der geschlechtlichen Affinität durch äußere Eingriffe . . . 394
3. Rückblick und Erklärungsversuche . . . 397

Digitized by Google

Seite
Dreizehntes Kapitel. Die Zelle als Anlage eines Organismus 404
I. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien 405
II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien 408
Erster Abschnitt. Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet 408
Die Idioplasmatheorie 408
Der Kern als Träger der erblichen Anlagen 412
1. Die Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse . . 412
2. Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen 413
3. Die Verhütung der Summierung der Erbmassen 416
Die Entfaltung der Anlagen 419
Zweiter Abschnitt. Neue Grundlagen auf experimentellem Gebiet 421
a) Ein experimenteller, durch Bestrahlung der männlichen und weiblichen Keimzellen geführter Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen 421
b) Ein weiterer Beweis durch experimentelle Veränderung der Kernplasmarelation in der bastardierten Eizelle 427
c) Die Mendelschen Regeln 429
Literatur zum ersten Hauptteil. Kapitel I—XIII 441

Zweiter Hauptteil.

Die Zelle im Verband mit anderen Zellen.

Vierzehntes Kapitel. Die Individualitätsstufen im Organismenreich 467
I. Die organischen Individuen erster Ordnung 469
II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung 472
1. Zellkolonien 472
2. Durch innigen Zellverband entstandene mehrzellige Organismen (Personen) 475
a) Syncytien oder Zellfusionen 475
b) Der zellige Verband 478
III. Die organischen Individuen dritter Ordnung 480
1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen 480
2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzierten Personen 481
Fünfzehntes Kapitel. Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung . 483
I. Artgleiche Vereinigung 483
Die Lehre von der vegetativen Affinität 483
Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären 495
II. Die symbiontische Vereinigung (Symbiose) 501
III. Die parasitische Vereinigung 504
Sechzehntes Kapitel. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus 507
I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen 507
II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden (Intercellularbrücken) 508
1. Histologische Befunde 508
2. Die physiologische Bedeutung 514
Reizleitung und Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen 514
III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen 515
IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus zirkulierenden Säfte 515
Siebzehntes Kapitel. Die Theorie der Biogenesis 517
Ueber die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden 517
1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Funktionen und Strukturen an den Zellen. (Spezifische Energie) 518
2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Funktion und Struktur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung) 522
a) Die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobjekt 523
b) Die Arbeitsteilung im Zellenstaat 524
3. Drittes Gesetz. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzierung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Teil einer übergeordneten Lebenseinheit. (Gesetz der physiologischen Integration) . . 527

Digitized by Google

Seite
Ueber die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines übergeordneten, höheren Organismus . . . 531
Achtzehntes Kapitel. Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen . . . 534
Die Lehre von der Spezifität der Gewebszellen . . . 534
A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte . . . 546
1. Die Hypertrophie der Gewebe . . . 546
2. Die Atrophie der Gewebe . . . 548
3. Funktionswechsel. Metamorphose und Metaplasie der Gewebe . . . 550
a) Die physiologische Gewebsmetamorphose . . . 551
b) Die pathologische Gewebsmetamorphose . . . 554
B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich außer in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern . . . 555
4. Wucheratrophie . . . 556
5. Hyperplasie . . . 557
6. Degeneration und Tod der Zelle (Nekrose) . . . 557
Neunzehntes Kapitel. Die Theorie der Biogenesis . . . 559
I. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung . . . 559
1. Die Schwerkraft . . . 560
2. Die Zentrifugalkraft . . . 565
3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung . . . 567
a) Einwirkung auf sich teilende Zellen . . . 567
b) Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung mechanischer Gewebe . . . 568
α) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen . . . 571
β) Die mechanischen Einrichtungen bei Tieren . . . 574
Zwanzigstes Kapitel. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung) . . . 578
4. Das Licht . . . 578
5. Die Temperatur . . . 584
6. Die Radium- und Röntgenstrahlen . . . 588
7. Chemische Reize . . . 589
a) Beeinflussung bei Pflanzen . . . 590
b) Beeinflussung bei Tieren . . . 590
Einundzwanzigstes Kapitel. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung (Fortsetzung) . . . 597
8. Reize zusammengesetzter Art . . . 597
9. Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen aufeinander bestehen . 604
a) Pfropfung und Transplantation . . . 604
b) Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus . . . 606
c) Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten 607
Zweiundzwanzigstes Kapitel. Die Theorie der Biogenesis . . . 609
II. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung . . . 609
A. Die Korrelationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprozesses . . . 609
1. Die Regulationseier . . . 616
2. Die Mosaikeier . . . 628
Dreiundzwanzigstes Kapitel. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung) . . . 634
B. Die Korrelationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus . . . 634
Beispiele leicht wahrnehmbarer, ausgebreiteter Korrelationen bei Pflanzen und bei Tieren . . . 634
Einteilung der Korrelationen in einzelne Gruppen . . . 638
1. Chemische Korrelationen . . . 638
a) Chemisch-physikalischer Prozeß der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe . . . 638
b) Blutbildung . . . 639
c) Harnbildung. Niere . . . 641
d) Die Leber . . . 642
e) Die Schilddrüse . . . 642

Digitized by Google

Seite
f) Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis etc. 646
g) Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf sekundäre Geschlechtscharaktere 647
2. Mechanische Korrelationen (Mechanomorphosen) 656
a) Mechanomorphosen aktiv beweglicher Organe und Gewebe 656
b) Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe 658

Vierundzwanzigstes Kapitel. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung. (Fortsetzung) 660
3. Die Erscheinungen der Regeneration und das Ueberleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband 660
a) Die Regeneration 660
Die Erscheinungen der Heteromorphose 663
b) Das Ueberleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband 669

Fünfundzwanzigstes Kapitel. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses 675
I. Die in den Spezialeigenschaften von Ei und Samenzelle gegebenen besonderen Faktoren des Entwicklungsprozesses 677
II. Ei und Samenfaden als gleichwertige Träger der Arteigenschaften. Das Idioplasma als innerer Faktor des Entwicklungsprozesses 690
a) Erste Periode in der Eientwicklung 691
b) Zweite Periode in der Eientwicklung 691
c) Die dritte Periode in der Eientwicklung 693

Sechsundzwanzigstes Kapitel. Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem 694
1. Kurzer Ueberblick über die verschiedenen Formen, in denen geschlechtliche Gegensätze im Organismenreich hervortreten 695
2. Erklärungsversuche der in verschiedenster Weise sich äußernden sexuellen Unterschiede verschiedener Ordnung 697
a) Die Bedeutung äußerer Faktoren für die Geschlechtsbestimmung . 697
b) Die Bedeutung innerer, auf der Zusammensetzung des Idioplasma beruhender Faktoren für die Geschlechtsbestimmung 700
c) Das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung 705
3. Endergebnis der Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung 708

Siebenundzwanzigstes Kapitel. Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasma als des Trägers der Arteigenschaften. Das Problem der Vererbung 709
I. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Kontinuität der Generationen . . . 711

Achtundzwanzigstes Kapitel. Das Problem der Vererbung. (Fortsetzung) 714
II. Vererbung neuerworbener Eigenschaften 714
1. Ein äußerer Reiz, der Körper und Keimzellen gleichzeitig trifft. (Die Lehre von der Parallelinduktion) 722
2. Erwerbung neuer Eigenschaften des Idioplasma durch innere Reize . . 727
III. Weitere Folgerungen 735

Neunundzwanzigstes Kapitel. Ergänzende Betrachtungen 740
I. Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz 740
II. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung 749

Dreißigstes Kapitel. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis 752
I. Die Formbildung bei den Pflanzen 752
II. Die Formbildung bei den Tieren 755
Die Gesetze der tierischen Formbildung 757
1. Ungleiches Wachstum einer Epithelmembran 757
2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband 762
3. Verschiedenartige Differenzierung der Zellen infolge von Arbeitsteilung 764

Einunddreißigstes Kapitel. Kurze Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie 765
I. Die Grundlagen der Biogenesis 765
II. Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenesis . . 766

Literatur zum II. Hauptteil. Kapitel XIV—XXX 769

Register 790

Digitized by Google

ERSTER HAUPTTEIL.

Die Zelle als selbständiger Organismus.

Digitized by Google

Digitized by Google

ERSTES KAPITEL.

Geschichtliche Einleitung.

Tiere und Pflanzen, so verschiedenartig in ihrer äußeren Erscheinung, stimmen in den Grundlagen ihres anatomischen Aufbaues überein; denn beide sind aus gleichartigen, meist nur mikroskopisch wahrnehmbaren Elementareinheiten zusammengesetzt. Man bezeichnet die letzteren nach einer älteren Theorie, welche jetzt freilich wesentlich abgeändert und verbessert worden ist, als Zellen, sowie die Lehre, daß Tiere und Pflanzen in übereinstimmender Weise aus solchen kleinsten Teilchen bestehen, als die Zellentheorie.

In der Zellentheorie erblickt man mit Recht eines der wichtigsten Fundamente der ganzen modernen Biologie. Zum Studium der Zelle wird der Pflanzen- und Tieranatom, der Physiologe und pathologische Anatom auf Schritt und Tritt hingeleitet, wenn er tiefer in das Wesen der normalen und der krankhaften Lebensprozesse eindringen will. Denn die Zellen, in welche der Anatom die pflanzlichen und die tierischen Organismen zerlegt, sind die Träger der Lebensfunktionen; sie sind, wie VIRCHOW sich ausgedrückt hat, die Lebenseinheiten.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erscheint der gesamte Lebensprozeß eines zusammengesetzten Organismus nichts anderes zu sein als das höchst verwickelte Resultat der einzelnen Lebensprozesse seiner zahlreichen, verschieden funktionierenden Zellen. Das Studium des Verdauungsprozesses, der Muskel- und Nerventätigkeit führt bei tieferem Eindringen zur Untersuchung der Funktionen der Drüsenzellen, der Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen. Und wie die Physiologie ihre Fundamente in der Zellentheorie gefunden hat, so hat sich auch die Lehre von den Krankheiten in eine Zellularpathologie umgewandelt.

In vieler Beziehung steht somit die Lehre von der Zelle im Mittelpunkt der biologischen Forschung der Gegenwart. Sie bildet in jeder Beziehung den vornehmsten Gegenstand der allgemeinen Anatomie, wie man früher die Lehre von den Mischungs- und Formbestandteilen der Organismen zu benennen pflegte.

Die Vorstellung und der Begriff, den man in der Wissenschaft mit dem Wort „Zelle“ verbindet, hat sich im Laufe von 70 Jahren sehr wesentlich geändert. Die Geschichte der verschiedenen Auffassungen oder die Geschichte der Zellentheorie ist von hohem Interesse. Nichts ist geeigneter als ein kurzer Abriß derselben, um den Anfänger in den Vorstellungskreis, den man jetzt mit dem Worte Zelle verbindet, einzuführen. Auch möchte der Hinweis auf die Geschichte der Zellentheorie noch in anderer Richtung nützen. Indem wir die augenblicklich

Digitized by Google

herrschende Vorstellung von der Zelle sich aus älteren, minder vollkommenen Vorstellungsweisen allmählich hervorbilden sehen, wird es uns nahe gelegt, die erstere auch nicht als etwas in sich Fertiges zu betrachten; es erscheint vielmehr die Hoffnung berechtigt, daß bessere und verfeinerte Untersuchungsmittel — wobei man indessen nicht nur von einer Verbesserung der optischen Instrumente alles Heil zu erwarten braucht — unsere derzeitig gewonnene Erkenntnis noch wesentlich vertiefen und vielleicht mit ganz neuen Vorstellungsreihen bereichern werden.

Die Geschichte der Zellentheorie.

Zu der Erkenntnis, daß die Organismen aus Zellen zusammengesetzt sind, wurde der erste Anstoß durch das Studium der Pflanzenanatomie gegeben. In der Mitte des 17. Jahrhunderts beobachtete der Engländer Robert Hooke in dünnen Plättchen von Kork kleine Hohlräume und gab ihnen in seiner „Mikrographia" den Namen „Zellen". Bald darauf veröffentlichten der berühmte Marcello Malpighi (1674) und der englische Naturforscher Nehemias Grew (1682) ihre großen ausgezeichneten Werke, Anatome plantarum und Anatomy of plants, durch welche die mikroskopische Pflanzenanatomie zuerst begründet wurde; sie entdeckten mit schwachen Vergrößerungsgläsern in den verschiedensten Pflanzenteilen einmal kleine, kammerartige, mit festen Wandungen versehene und mit Flüssigkeit erfüllte Räume, die Zellen, und zweitens lange Röhren, die an vielen Stellen in mannigfacher Gestalt durch das Grundgewebe ziehen und jetzt je nach ihrer Form als Spiralröhren und Gefäße bezeichnet werden. Eine tiefere Bedeutung gewannen indessen diese Tatsachen erst, als am Ende des 18. Jahrhunderts sich eine mehr philosophische Betrachtungsweise der Natur Bahn brach.

Caspar Friedrich Wolff (1764), Oken (1809) u. a. warfen die Frage nach der Entstehung der Pflanzen auf und suchten ihre Gefäße und Röhren von der Zelle als Grundform abzuleiten. Namentlich aber hat sich Treviranus (1806) ein hervorragendes Verdienst erworben, indem er in seiner 1806 erschienenen Schrift „Vom inwendigen Bau der Gewächse" an jungen Pflanzenteilen den Nachweis führte, daß die Gefäße aus Zellen hervorgehen; er fand, daß junge Zellen sich in Reihen anordnen und durch Auflösung der Querscheidewände zu einer langgestreckten Röhre verschmelzen, eine Entdeckung, welche später durch die Nachuntersuchungen von Mohl zum gesicherten Besitz der Wissenschaft erhoben wurde.

Nicht minder wichtig für die Wertschätzung der Zelle wurde das Studium der niedersten Pflanzen. Man lernte kleine Algen kennen, die zeitlebens entweder nur eine einzige Zelle darstellen oder einfache Reihen von Zellen sind, welche sich leicht voneinander loslösen können. Endlich führte das Nachdenken über den Stoffwechsel der Pflanzen zu der Einsicht, daß die Zelle es sei, welche in der vegetabilischen Haushaltung die Nahrungsstoffe aufnimmt, verarbeitet und in veränderter Form wieder abgibt. (Turpin, Raspail.)

So war schon am Anfang des 19. Jahrhunderts die Zelle als der morphologische und physiologische Elementarteil der Pflanze von ver-

Digitized by Google

schiedenen Forschern erkannt worden. Besonders klar findet sich diese Anschauung in dem 1830 herausgegebenen Lehrbuch der Botanik von MEYEN in folgendem Satze ausgesprochen: „Die Pflanzenzellen treten entweder einzeln auf, so daß eine jede ein eigenes Individuum bildet, wie dieses bei Algen und Pilzen der Fall ist, oder sie sind in mehr oder weniger großen Massen zu einer höher organisierten Pflanze vereinigt. Auch hier bildet jede Zelle ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganzes; sie ernährt sich selbst, sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen, rohen Nahrungsstoff zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden." MEYEN bezeichnete daher geradezu die einzelnen Zellen als „die kleinen Pflänzchen in den größeren".

Zu allgemeinerer Geltung gelangten indessen derartige Ansichten erst vom Jahre 1838 an. In ihm veröffentlichte MATTHIAS SCHLEIDEN, den man häufig, aber nicht ganz mit Recht, als den Begründer der Zellentheorie feiert, in MÜLLERS Archiv seinen berühmten Aufsatz „Beiträge zur Phytogenesis" und suchte die Frage zu lösen, wie die Zelle entsteht. Den Schlüssel hierzu glaubte er in einer Entdeckung des englischen Botanikers ROBERT BROWN gefunden zu haben, welcher im Jahre 1833 bei seiner Untersuchung der Orchideen den Zellenkern entdeckt hatte. SCHLEIDEN verfolgte BROWNS Entdeckung weiter; er überzeugte sich bei vielen Pflanzen von dem Vorkommen des Kerns, und da er ihn namentlich in jugendlichen Zellen als nie fehlenden Bestandteil nachwies, entsprang in ihm der Gedanke, daß der Kern eine nähere Beziehung zu der so rätselhaften Entstehung der Zelle und demnach eine große Bedeutung im Zellenleben haben müsse.

Die Art und Weise, wie SCHLEIDEN diesen Gedanken auf Grund irrtümlicher Beobachtungen zu einer Theorie der Phytogenesis verwertete, muß jetzt zwar als eine verfehlte bezeichnet werden (SACHS), auf der andern Seite muß aber auch betont werden, daß seine allgemeine Auffassung von der Bedeutung des Kerns in gewisser Beziehung richtig ist, und daß gerade dieser *eine* Gedanke weit über das engere Gebiet der Botanik hinaus fruchtbringend geworden ist; denn durch ihn ist die Uebertragung der Zellentheorie auf die tierischen Gewebe ermöglicht worden. Weit mehr noch als in pflanzlichen, treten in tierischen Zellen gerade die Kerne sehr deutlich hervor und weisen auf die Uebereinstimmung der histologischen Elemente bei Tieren und Pflanzen am offenkundigsten hin. Insofern bezeichnet die kleine Schrift SCHLEIDENS aus dem Jahre 1838 geschichtlich den wichtigen Wendepunkt, von welchem ab auch der Tierkörper der Herrschaft der Zellentheorie unterworfen wurde.

An Versuchen, den tierischen Organismus als eine Vielheit kleinster Elementarteile zu betrachten, hat es auch vor SCHLEIDEN nicht gefehlt, wie die Hypothesen von OKEN (1809), HEUSINGER, RASPAIL und von manchen andern lehren. Dieselben erwiesen sich aber nicht entwickelungsfähig, weil falsche Beobachtungen und verkehrte Deutungen in ihnen das Gute überwogen. Erst in den dreißiger Jahren, in denen die optischen Hilfsmittel eine Verbesserung erfuhren, wurden einzelne brauchbare Entdeckungen auch auf tierischem Gebiete gemacht. Schon verglichen JOH. MÜLLER (1835), PURKINJE (1837), VALRNTIN und HENLE (1837) einzelne Tiergewebe den pflanzlichen; sie erkannten den zelligen, einem Pflanzengewebe ähnlichen Bau der Chorda dorsalis, des Knorpels, der Epithelien und des Drüsengewebes. Den Versuch einer wirklich zusammenfassenden Zellentheorie aber, welche alle tierischen Gewebsteile berücksichtigt, wagten sie selbst nicht zu machen, ihn hat zuerst

Digitized by Google

THEODOR SCHWANN (1839), angeregt durch SCHLEIDENS Phytogenesis, unternommen und in genialer Weise durchgeführt.

Im Jahre 1838 erfuhr SCHWANN in einer Unterredung mit SCHLEIDEN von der neuen Theorie der Zellenbildung bei den Pflanzen und von der Bedeutung, welche hierbei den Kernen zukommen sollte. Er erkannte sofort, wie er uns selbst erzählt, in SCHLEIDENS Mitteilungen charakteristische Momente genug, welche zu einem Vergleich mit tierischen Zellen aufforderten. Mit bewundernswertem Eifer stellte er eine umfassende Reihe von Untersuchungen an, die er schon im Jahre 1839 unter dem Titel „Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen" veröffentlichte. — Dieses Buch SCHWANNS ist ein grundlegendes Werk allerersten Ranges, durch welches die mikroskopische Anatomie der Tiere trotz der viel schwierigeren Aufgabe auf gleiche Stufe mit der Pflanzenanatomie gehoben wurde.

Zu dem raschen und glänzenden Erfolg der SCHWANNschen Untersuchungen haben wesentlich zwei Momente beigetragen. Erstens hat SCHWANN zur Untersuchung der tierischen Zellen vorzugsweise die Anwesenheit des Kerns benutzt, von dem er hervorhebt, daß er der am meisten charakteristische und am wenigsten veränderliche Zellenbestandteil sei. Wie schon angedeutet, liegt hierin das Fördernis, das SCHWANN durch SCHLEIDEN empfangen hat. Das zweite nicht minder bedeutsame Moment ist die richtige Methode, welche SCHWANN bei der Ausführung und Darstellung seiner Beobachtungen befolgt hat. Wie die Botaniker, gestützt auf das Studium unentwickelter Pflanzenteile, die Röhren aus der Grundform der Zelle abgeleitet hatten, so untersuchte auch er hauptsächlich die Entwicklungsgeschichte der Gewebe und fand, daß der Keim auf frühesten Stadien aus einer Summe ganz gleichartiger Zellen besteht; er verfolgte dann weiter die Metamorphosen oder die Umbildungen, welche die Zellen erleiden, bis sie in die fertigen Gewebe des erwachsenen Tieres übergehen. Er zeigte, wie ein Bruchteil der Zellen die ursprüngliche, kuglige Grundform beibehält, andere eine zylindrische Gestalt annehmen, andere in lange Fasern auswachsen oder zu sternförmigen Gebilden werden, indem sie an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche zahlreiche Ausläufer ausschicken. Er zeigte an den Knochen, Knorpeln und Zähnen, wie wieder andere Zellen stark verdickte Wandungen bekommen; endlich erklärte er noch eine Reihe der am meisten abgeänderten Gewebe aus einer Verschmelzung von Zellengruppen, wobei er auch wieder einen analogen Vorgang bei den Pflanzen, die Entwicklung der Gefäße, im Auge hatte.

Auf diese Weise war durch SCHWANN ein allgemeines, wenn auch mit vielen Fehlern behaftetes, dafür aber leicht faßliches und auch im ganzen glückliches Schema geschaffen, nach welchem jedes tierische Gewebe aus Elementarteilen, die den Pflanzenzellen entsprechen, entweder zusammengesetzt oder durch Metamorphose von solchen entstanden ist. Es war ein gutes Fundament gelegt, auf dem sich weiter bauen ließ. Im einzelnen litt aber die Vorstellung, welche SCHLEIDEN und SCHWANN sich vom Wesen des pflanzlichen und des tierischen Elementarteils gebildet hatten, an vielen Irrtümern, wie bald erkannt wurde. Beide Forscher definierten die Zelle als ein kleines Bläschen, das in einer festen Membran einen flüssigen Inhalt umschließt, als ein Kämmerchen, eine cellula im eigentlichen Sinne des Wortes. Als wichtigsten und als den wesentlichen Teil an dem Bläschen bezeichneten sie

Digitized by Google

die Membran, von der sie annahmen, daß sie durch ihre chemisch-physikalischen Eigenschaften den Stoffwechsel regeln sollte. SCHWANN erblickte in der Zelle einen organischen Kristall, den er sich durch eine Art von Kristallisationsprozeß aus einer organischen Mutterlauge (Cytoblastem) bilden ließ.

Die Vorstellungsreihe, welche wir jetzt mit dem Worte „Zelle" verbinden, ist dank den großen Fortschritten der letzten sechs Jahrzehnte eine wesentlich andere geworden. Die SCHLEIDEN-SCHWANNsche Zellentheorie hat eine durchgreifende Reform erfahren: an ihre Stelle ist die Protoplasmatheorie getreten.

Die Geschichte der Protoplasmatheorie

ist gleichfalls von hervorragendem Interesse. Schon SCHLEIDEN beobachtete in der Pflanzenzelle außer dem Zellensaft noch eine weiche, durchscheinende, mit kleinen Körnchen versehene Substanz, welche er Pflanzenschleim nannte. MOHL (1846) gab ihr im Jahre 1846 den später so bedeutungsvoll gewordenen Namen Protoplasma, einen Namen, den PURKINJE (1840) schon früher für die Bildungssubstanz jüngster tierischer Embryonen gebraucht hatte. Auch entwarf er ein genaues Bild von den Lebenserscheinungen des pflanzlichen Protoplasma: er fand, daß es den Innenraum von jungen Pflanzenzellen vollständig ausfüllt, und daß es dann bei älteren und größeren Zellen Flüssigkeit, die sich in Blasen oder Vakuolen ansammelt, in sein Inneres aufnimmt. Endlich stellte MOHL fest, daß das Protoplasma, wie SCHLEIDEN auch schon für den Pflanzenschleim angegeben hatte, höchst eigentümliche Bewegungsphänomene zeigt, die zuerst von BONAVENTURA CORTI im Jahre 1772 und von C. L. TREVIRANUS (1807) entdeckt und als „kreisende Bewegung des Zellsaftes" beschrieben worden waren.

Hierzu gesellten sich noch andere Beobachtungen, welche den protoplasmatischen Inhalt der Zellen an Bedeutung gewinnen ließen. Bei manchen niedersten Algen zieht sich, wie UNGER, COHN und andere fanden, das Protoplasma zur Zeit der Fortpflanzung von der Zellmembran zurück und bildet einen frei im Zellraum liegenden, ovalen, nackten Körper, die Schwärmspore, welche bald die Membran an einer Stelle sprengt und durch die Oeffnung hindurchschlüpft, um sich im Wasser mit Wimpern, wie ein selbständiger Organismus, aber ohne Membran, fortzubewegen.

Desgleichen wurden beim Studium der tierischen Zellen Tatsachen ermittelt, die mit dem alten Zellenbegriff nicht zu vereinigen waren. Schon wenige Jahre nach dem Auftreten von SCHWANN machten verschiedene Forscher [KÖLLIKER (1845), BISCHOFF (1842)] auf viele tierische Zellen aufmerksam, an welchen eine besondere Membran nicht nachzuweisen war, und es erhob sich infolgedessen ein langer Streit, ob wirklich diese Gebilde membranlos und daher keine Zellen, oder ob es echte Zellen seien. Auch beobachtete man an der schleimigen, mit Körnchen versehenen Grundsubstanz einzelner tierischer Zellen, wie z. B. der Lymphkörperchen, ähnliche Bewegungserscheinungen, wie am pflanzlichen Protoplasma. (SIEBOLD, KÖLLIKER, REMAK, LIEBERKÜHN

Digitized by Google

etc.) — REMAK (1852, 1855) übertrug daher den von MOHL für den Pflanzenschleim eingeführten Namen Protoplasma auch auf den Inhalt der tierischen Zellen.

Wichtige Einblicke in die Natur des Protoplasma eröffnete endlich das Studium der niedersten Organismen, Rhizopoden, Amöben, Myxomyceten etc. Ihre schleimige, von Körnchen durchsetzte, mit Kontraktilität begabte Substanz hatte DUJARDIN Sarkode genannt. Von ihr bemerkte schon 1850 FERD. COHN in einigen klar und bestimmt formulierten Sätzen, daß sie nach ihrem „optischen, chemischen und physikalischen Verhalten" mit dem Protoplasma der Pflanzenzelle übereinstimmt. Namentlich aber führte MAX SCHULTZE in einer Reihe umfassender und ausgezeichneter Untersuchungen (1854—1866), in welchen er sich mit dem Phänomen der Protoplasmabewegung bei Polythalamien (1854), bei pflanzlichen und tierischen Zellen beschäftigte, den unwiderleglichen Nachweis, daß das Protoplasma der Pflanzen und der Tiere und die Sarkode der niedersten Organismen identische Stoffe sind.

Im Hinblick auf diese Tatsachen legten schon Forscher, wie NÄGELI, ALEXANDER BRAUN, LEYDIG, KÖLLIKER, COHN, DE BARY etc. der Zellenmembran im Verhältnis zu ihrem Inhalt eine nur untergeordnete Bedeutung bei; vor allem aber hat MAX SCHULTZE sich das Verdienst erworben, die neueren Erfahrungen zu einer scharfen Kritik der SCHLEIDEN-SCHWANNschen Zellenlehre und zur Begründung einer Protoplasmatheorie benutzt zu haben. In vier kleinen, ausgezeichneten Schriften, welche vom Jahre 1860 an veröffentlicht wurden, zog er gegen die alten Glaubenssätze, deren man sich zu entledigen habe, zu Felde. Aus der Tatsache, daß bei allen Organismen ein bestimmter Stoff vorkommt, welcher sich durch die merkwürdigen Bewegungsphänomene auszeichnet (Protoplasma der Tiere und Pflanzen, Sarkode der einfachsten Organismen), aus der Tatsache ferner, daß das Protoplasma der Pflanzen zwar gewöhnlich von einer besonderen festen Membran umschlossen ist, in einigen Fällen aber dieselbe abstreifen und als nackte Schwärmspore sich im Wasser selbständig fortbewegen kann, aus der Tatsache endlich, daß die tierischen Zellen und die einfachsten einzelligen Organismen sehr häufig keine Membran besitzen und dann als nacktes Protoplasma und als nackte Sarkode erscheinen, zieht MAX SCHULTZE den Schluß, daß die Membran für den pflanzlichen und tierischen Elementarteil etwas Unwesentliches sei. Zwar behält er den durch SCHLEIDEN und SCHWANN in die Anatomie eingebürgerten Namen „Zelle" bei, definiert dieselbe aber (1861) als ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen von Protoplasma, in welchem ein Kern liegt.

Mit dieser Definition knüpfte MAX SCHULTZE — wie der historischen Gerechtigkeit wegen hervorgehoben sei — wieder an die älteren Bestrebungen von PURKINJE (1837—1840) und ARNOLD (1845) an, welche eine Körnchen- und Klümpchentheorie auszubilden versuchten, aber gegenüber der besser durchgearbeiteten und ihrer Zeit mehr angepaßten Zellentheorie von SCHWANN wenig Erfolg hatten.

Unter einem Klümpchen von Protoplasma stellten sich indessen schon damals MAX SCHULTZE und andere Forscher keineswegs etwas so Einfaches vor, wie das Wort auszudrücken scheint. Namentlich der Physiologe BRÜCKE (1861) schloß aus der Kompliziertheit der Lebenseigenschaften, deren Träger das Protoplasma ist, mit Fug und Recht, daß das

Digitized by Google

Protoplasmaklümpchen eine komplizierte Struktur, einen „höchst kunstvollen Bau“ besitzen müsse, in welchen nur die Unzulänglichkeit unserer Beobachtungsmittel keinen befriedigenden Einblick gestatte. Daher bezeichnete denn schon Brücke sehr treffend den Elementarteil der Tiere und der Pflanzen, das Protoplasmaklümpchen, als einen Elementarorganismus.

Bei dieser Sachlage ist eigentlich der Name „Zelle“ ein verkehrter. Daß er trotzdem beibehalten worden ist, erklärt sich teils aus gerechter Pietät gegen die rüstigen Streiter, welche, wie Brücke sich ausdrückt, unter dem Banner der Zellentheorie das gesamte Feld der Histologie erobert haben, teils aus dem Umstand, daß die Anschauungen, welche die neue Reform herbeigeführt haben, erst nach und nach ausgebildet wurden und zu allgemeiner Geltung zu einer Zeit gelangten, als das Wort Zelle sich schon durch jahrzehntelangen Gebrauch in der Literatur fest eingebürgert hatte.

Seit dem Auftreten von Brücke und M. Schultze hat sich unsere Kenntnis von der Zelle noch außerordentlich vertieft. Es sind viele neue Einblicke in die Struktur und die Lebenseigenschaften des Protoplasma gewonnen worden, besonders aber hat das Studium des Zellenkernes und der Rolle, welche er bei der Vermehrung der Zelle und bei der geschlechtlichen Zeugung spielt, neue große Fortschritte herbeigeführt.

Auf die Geschichte dieser neueren Errungenschaften wird hie und da bei der folgenden Darstellung unserer gegenwärtigen Kenntnisse von dem Wesen des Elementarorganismus eingegangen werden. —

Das reiche Wissensmaterial, welches eine hundertjährige Forschung über die Zelle angesammelt hat, wird sich am besten in folgender Weise systematisch gruppieren lassen:

In einem ersten Abschnitt sollen die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle dargestellt werden.

Ein zweiter Abschnitt wird dann von den Lebenseigenschaften der Zelle zu handeln haben: von dem Stoffwechsel, der Kontraktilität, der Reizbarkeit und der Fortpflanzung durch Teilung, ferner von der wichtigen Frage nach den Wechselbeziehungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt und von dem Problem der Befruchtung.

Digitized by Google

ZWEITES KAPITEL.

Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle.

Mit Recht ist die Zelle auf Grund der Lebenseigenschaften, die an ihr beobachtet werden können, als ein „Elementarorganismus“ (BRÜCKE) bezeichnet worden. Sie ist auch in den Fällen, wo sie mit unseren unvollkommenen Hilfsmitteln der Beobachtung einfach zu sein scheint, kein einfaches Gebilde, welches sich etwa mit einem Kristalle vergleichen ließe, wie es von TH. SCHWANN versucht wurde. Die Zelle ist vielmehr selbst noch aus vielen, verschiedenartigen, elementaren Teilen aufgebaut zu denken, aus Teilen, welche einfacher als die Zelle, aber zusammengesetzter als das chemische Molekül sind, und welche, wie die Organe, in einem höheren Organismus beim Lebensprozeß zusammenwirken. Die wahre Natur dieser elementaren Lebenseinheiten, welche sich augenblicklich noch größtenteils unserer Kenntnis entziehen, genauer festzustellen, wird noch für lange Zeit eine Aufgabe biologischer Forschungen bleiben. Wir stehen jetzt in unserem Verständnis dem Zellorganismus in ähnlicher Weise gegenüber, wie vor hundert Jahren die Naturforscher dem tierischen und pflanzlichen Gesamtorganismus vor der Entdeckung der Zellentheorie. Um in diese tiefsten Geheimnisse des Lebens weiter einzudringen, müssen unsere optischen Hilfsmittel, noch mehr aber unsere chemischen Untersuchungsmethoden auf eine höhere Stufe der Vollendung gebracht werden. Es scheint mir zweckmäßig, diesen Gedanken gleich hier hervorzuheben, damit ihn der Leser bei der folgenden Darstellung immer in der Erinnerung hat.

In jeder Zelle ist ausnahmslos ein besonders geformter Teil nachzuweisen, welcher im ganzen Organismenreich mit einer großen Gleichförmigkeit auftritt, der Zellkern. Ihm und dem übrigen Teil der Zelle, dem Protoplasma, kommen offenbar eigenartige Aufgaben im Lebensprozeß des Elementarorganismus zu. Daher läßt sich die Untersuchung der chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle am besten in zwei Teile zerlegen: in die Untersuchung des Protoplasmakörpers und in die Untersuchung des Zellkerns.

Daran schließen sich als Anhang noch zwei kleinere Abschnitte an. Von diesen handelt der erste über die Frage: gibt es kernlose Elementarorganismen? Der zweite beschäftigt sich mit den Zentralkörperchen oder Zentrosomen, welche als kleinste Gebilde zuweilen schon neben dem Kern in der ruhenden Zelle aufgefunden werden, besonders aber bei der Kernteilung eine große Rolle spielen.

Digitized by Google

I. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers.

a) Der Begriff des Protoplasmas und seine Berechtigung.

Bei Pflanzen und Tieren sehen die Zellen zuweilen nach Form und Inhalt so außerordentlich verschieden aus, daß sie auf den ersten Blick überhaupt nichts Gemeinsames darzubieten scheinen. Man vergleiche den Inhalt einer Pflanzenzelle am Vegetationskegel mit einer von Stärkekörnern erfüllten Zelle der Kartoffelknolle oder eine Embryonalzelle einer Keimscheibe mit einer Fettzelle oder einem mit Dotterplättchen angefüllten Amphibienei. Der unbefangene Beobachter wird nur Unterschiede erblicken. Trotzdem stimmen die genannten Zellen bei tieferer Untersuchung in einem Punkte überein: in dem Besitz einer sehr wichtigen, eigentümlichen Substanz, die dort in größerer Masse, hier nur in Spuren vorhanden ist, in keinem Elementarorganismus aber vollständig vermißt wird. Dieselbe läßt in vielen Fällen die Lebenseigenschaften erkennen, von denen wir später sprechen werden, die Eigenschaft der Kontraktilität, der Reizbarkeit etc.; und da sie außerdem bei jugendlichen Zellen, bei niederen Organismen, bei den Zellen des Vegetationskegels und der Keimscheibe allein den Zellkörper — vom Kern abgesehen — ausmacht, ist sie für den hauptsächlichen Träger der Lebensfunktionen erklärt worden. Sie ist das Protoplasma von MAX SCHULTZE oder die bildende Substanz (forming matter) des englischen Histologen BEALE (I 1826).

Wenn das Wort „Protoplasma“ hier und im folgenden gebraucht wird, so geschieht es in der ursprünglichen Bedeutung, welche ihm MOHL, MAX SCHULTZE, LEYDIG u. a. gegeben haben. In neuerer Zeit ist leider eine Verwirrung in der Terminologie eingerissen. STRASBURGER (1882), dem sich andere Forscher angeschlossen haben, bezeichnet als Protoplasma den ganzen Inhalt der Zelle, den Kern mit inbegriffen, und unterscheidet in ihm wieder Cytoplasma, das Protoplasma der älteren Autoren, und das Karyoplasma.

Um zu wissen, was Protoplasma ist, wird man es an solchen Zellen untersuchen, in denen es möglichst frei von anderen Beimischungen und in größerer Menge auftritt, und am besten an den Objekten, an denen sich die Begründer der Protoplasmatheorie ihre Vorstellung von seiner Natur gebildet haben. Solche Objekte sind junge Pflanzenzellen, Amöben, Rhizopoden, die Lymphkörperchen von Wirbeltieren. Wer hier die charakteristischen Eigenschaften des Protoplasma erkannt hat, wird dasselbe auch in solchen Zellkörpern auffinden, in denen es nur in geringer Menge vorhanden ist und durch andere Substanzen mehr oder minder verdeckt wird.

Es ist von FLEMMING der Vorschlag gemacht worden, den Begriff Protoplasma, weil mit ihm ein unberechtigter Kultus getrieben werde, überhaupt ganz fallen zu lassen; denn die Verwendung dieses Wortes sei heutzutage eine so unbestimmte und schrankenlose geworden, daß man sich mit Recht fragen könne, ob durch seinen jetzigen Gebrauch wirklich Nutzen und nicht vielmehr Verwirrung gestiftet werde.

Dieser Vorschlag kann weder als ein zweckdienlicher, noch als ein in der Sache berechtigter bezeichnet werden. Denn wenn auch zugegeben werden mag, daß von mancher Seite das Wort in verschiedener Weise

Digitized by Google

gebraucht wird, daß es ferner auch nicht möglich ist, in einem kurzen Satze eine erschöpfende Definition des Wortes Protoplasma zu geben, und daß man in manchen Fällen in Verlegenheit kommt, zu sagen, welcher Teil in einer Zelle Protoplasma ist und welcher nicht, so geht aus alledem die Entbehrlichkeit des Protoplasmabegriffes noch in keiner Weise hervor. Aehnliche Bedenken können auch gegen manche andere Worte erhoben werden, durch welche wir uns über bestimmte Substanzen der Organismen zu verständigen suchen. Mit dem Wort Nuklein oder Chromatin bezeichnen wir z. B. einen gewissen Bestandteil des Kerns, der für manchen leidlich gut bestimmbar erscheinen wird. Und doch wird der Mikroskopiker zugeben müssen, daß es im ruhenden Kerngerüst nicht möglich ist, genau zu bestimmen, was Linin und was Chromatin ist, oder zu entscheiden, ob man in einem Fall zu viel, im anderen Fall zu wenig mitgefärbt hat.

Ebensowenig wie das Wort Chromatin, ist das Wort Protoplasma entbehrlich, um sich über die Zellbestandteile zu verständigen. Nur soll man nicht den Anspruch erheben, daß mit dem Wort Protoplasma ein chemisch definierbarer Körper bezeichnet sei.

Protoplasma ist ein biologischer Begriff (und dasselbe gilt mehr oder minder auch für das Wort Chromatin und so viele andere); es ist eine Bezeichnung für eine Substanz, die eine Anzahl von physikalischen, chemischen und, was noch wichtiger ist, von biologischen Eigenschaften zeigt. Solche Begriffe sind bei dem gegenwärtigen Stand unserer Wissenschaft unentbehrlich. Wer mit der Geschichte der Zelle bekannt ist, weiß, daß eine große Summe von Beobachtungen und logische Denkarbeit vieler Forscher notwendig gewesen ist, um den Begriff Protoplasma zu entwickeln, und daß mit der Schaffung dieses Begriffes die ganze Zellen- und Gewebelehre einen viel tieferen Inhalt gewonnen hat. Wie viele Kämpfe hat es gefordert, bis festgestellt wurde, daß an der Zelle nicht die Membran, sondern der Inhalt das Wesentliche ist, und daß in dem Inhalte es wieder eine besondere, überall wiederkehrende Substanz ist, welche in ganz anderer Weise als Zellsaft, Stärkekörner und Fetttropfen am Lebensprozeß beteiligt ist. Das Wort Protoplasma hat daher nicht nur seine historische, sondern auch seine wissenschaftliche Berechtigung; und so wollen wir denn näher zu bestimmen suchen, was darunter zu verstehen ist.

b) Charakteristik des Protoplasma in physikalischer, chemischer und morphologischer Beziehung.

Das Protoplasma einzelliger Organismen, pflanzlicher und tierischer Zellen (Fig. 1 und 2) erscheint als eine gewöhnlich farblose, mit Wasser nicht mischbare Substanz, die infolge einer gewissen Aehnlichkeit mit schleimigen Stoffen einst von Schleiden als Schleim der Zelle bezeichnet wurde. Es ähnelt in seinem Aggregatzustand einem bald mehr bald minder wasserreichen Kolloid und erscheint so je nach seinem Wassergehalt in manchen Fällen flüssiger, in anderen fester. Von manchen Physiologen ist es sogar direkt in chemisch-physikalischer Beziehung einer Flüssigkeit verglichen worden. Ein solcher Vergleich verleitet leicht zu falschen Vorstellungen über das Wesen der lebenden Substanz. Denn diese besitzt, was stets im Auge behalten werden sollte, eine mikroskopisch nachweisbare Organisation, welche Flüssigkeiten fehlt. Auch von entwicklungsmechanischen Gesichtspunkten aus spricht

Digitized by Google

sich RHUMBLER in seiner lehrreichen Untersuchung über „das Protoplasma als physikalisches System“ gegen den Vergleich mit einer Flüssigkeit aus, da das Protoplasma wegen seiner später zu besprechenden Schaumstruktur (p. 20) eine Innenspannung (Schaumspannung) besitzt, die einfachen Flüssigkeiten nicht zukommt. Ebenso unterscheidet es sich von diesen durch sein Verhalten gegen länger anhaltende Zug- und Druckwirkungen, auf welche es wie eine „knetbar plastische Masse“ und nicht wie eine einfache Flüssigkeit reagiert (RHUMBLER, 1914, p. 506, 547, 548).

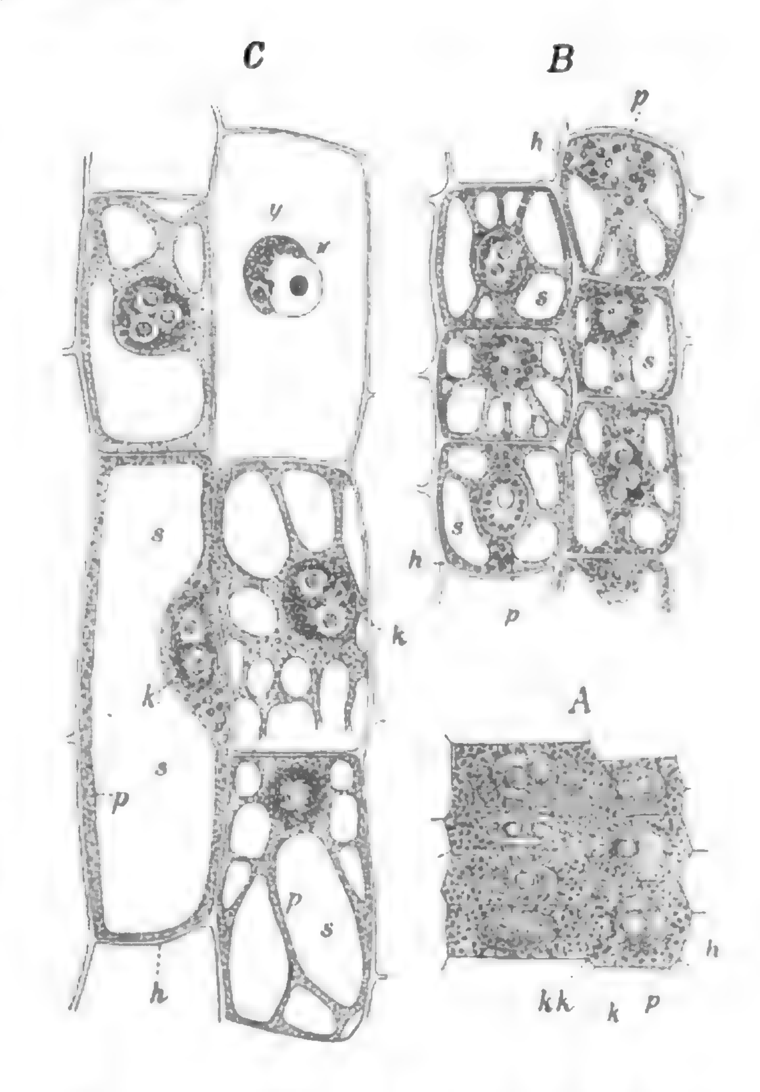


Fig. 1. **Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis**; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrößerung. Nach SACHS. A dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; B die gleichnamigen Zellen etwa 2 mm über der Wurzelspitze; der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; C die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 mm über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen; die große Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern läßt unter dem Einfluß des eindringenden Wassers eine eigentümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*); *k* Kern; *kk* Kernkörper; *h* Membran.

Das Protoplasma bricht das Licht stärker als Wasser, so daß selbst feinste Fädchen sich trotz ihrer Farblosigkeit in diesem Medium erkennen lassen. Ferner hat es ein etwas größeres spezifisches Gewicht als Wasser, von einigen Fällen abgesehen, in denen es Luftblasen oder Fettkugeln einschließt. Es muß daher im Wasser langsam zu Boden sinken. Einzellige, niedere Organismen können sich nur dadurch, daß sie besondere Lokomotionsorgane, Flimmern, Geißeln oder dergleichen besitzen, im süßen oder salzigen Wasser in der Schwebe erhalten. Der Physiologe JENSEN hat das spezifische Gewicht des Flimmerinfusors Paramaecium aurelia auf etwa 1,25 berechnet.

Nach Untersuchungen von PFEFFER hat das Protoplasma einen ziemlich hohen Grad von Konsistenz. Denn wie sich durch Experimente feststellen ließ, zerrissen Protoplasmastränge von Plasmodien des Chon-

Digitized by Google

drioderma difforme erst, nachdem auf sie ein Zug von 120—300 mg auf den Quadratmillimeter ausgeübt worden war.

In keinem Protoplasma fehlen kleinste, nur wie Punkte erscheinende Körnchen, die Mikrosomen, die bald spärlicher, bald reichlicher vorhanden und in eine bei schwächerer Vergrößerung homogen aussehende Grundsubstanz eingebettet sind. Je nach ihrer Menge sieht daher das Protoplasma bald mehr durchscheinend, hyalin, bald etwas dunkler und körnig aus. Ihre Verteilung im Zellenleib ist selten eine gleichmäßige. Gewöhnlich bleibt eine mehr oder minder feine, oberflächliche Schicht körnchenfrei. Da diese außerdem noch einen etwas festeren Aggregatzustand als die von ihr eingeschlossene, wasserreichere und körnige Masse darbietet, hat man beide als zwei verschiedene Plasmaarten unterschieden, die eine als Hautplasma oder Hyaloplasma und die andere als Körnerplasma (Fig. 2 *ek en*).

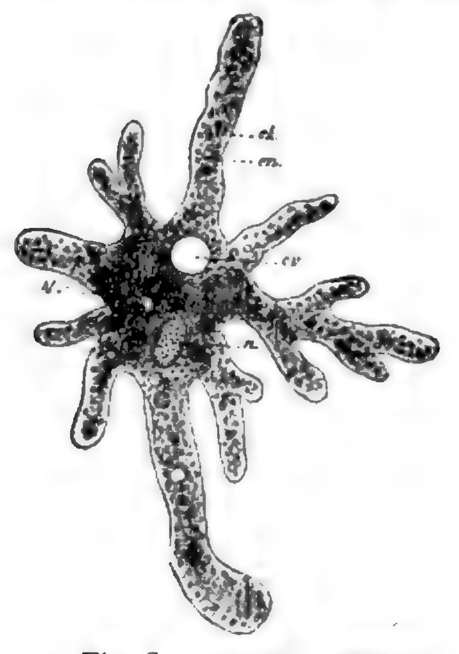


Fig. 2. **Amoeba Proteus.** Nach LEIDY. Aus RICH. HERTWIG. *n* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. *N* Nahrungsballen. *en* Körnerplasma. *ek* Hautplasma.

Manche Forscher, wie namentlich PFEFFER, DE VRIES etc., sind geneigt, in der Hautschicht ein besonders differenziertes und mit besonderen Funktionen betrautes Organ des Zellkörpers zu erblicken. Zugunsten einer derartigen Auffassung ließ sich wohl das folgende von mir angestellte Experiment verwerten: Reife, in den Eileiter eingetretene und mit einer Gallerthülle umgebene Eier von Rana temporaria wurden mit der äußerst feinen Spitze einer Glasnadel vorsichtig angestochen. Die so hervorgerufene Verletzung war nach der Operation äußerlich nicht wahrnehmbar. Ein Austritt von Dottersubstanz war an der Stichstelle nicht zu bemerken. Als aber darauf die Eier befruchtet wurden, so begann nach einiger Zeit an allen verletzten Eiern Dottersubstanz in ziemlich beträchtlicher Menge an der Oberfläche hervorzuquellen und zwischen dem Ei und seiner Dotterhaut einen mehr oder minder großen Höcker (Extraovat, ROUX) zu bilden. Durch den Akt der Befruchtung wurde der Substanzaustritt erst hervorgerufen, weil durch das Eindringen des Samenfadens die Eirinde gereizt und, wie an geeigneten Objekten leicht zu beobachten ist, zu einer energischen Kontraktion angeregt wird. Durch den Stich muß mithin in der Hautschicht der Zelle eine Wunde entstanden sein, welche bis zur Befruchtung noch nicht hatte ausheilen können und erst infolge der durch die Befruchtung bedingten Kontraktion Dotter ausfließen ließ. Da nun zwischen der Verletzung und dem Eindringen des befruchtenden Samenfadens bei den Froscheiern immer ein längeres, von mir nicht genauer bestimmtes Zeitintervall liegt, so dürfte dies wohl dafür sprechen, daß der Hautschicht in der Tat eine besondere, von dem darunter gelegenen Zellinhalt etwas verschiedene Struktur mit besonderen Eigenschaften zukommt.

Häufig hat das Protoplasma einen so hohen Gehalt an Imbibitionswasser, daß es Eigenschaften wie eine Flüssigkeit darbietet. Nicht nur

Digitized by Google

zeigt es das später zu besprechende Phänomen der Protoplasmaströmung, sondern es wird auch von den Gesetzen beherrscht, welche PLALEAU und QUINCKE für Flüssigkeiten festgestellt haben. Wie die Gesetze der Oberflächenspannung die Abrundung eines Flüssigkeitstropfens zur Kugelform bewirken, so nehmen auch Protoplasmamassen, welche aus großen Pflanzenzellen, wie Vaucheria, Bryopsis etc., an verletzten Stellen ausgepreßt werden können, im Wasser alsbald die Form von kugeligen Tropfen an.

Auf Grund derartiger Aehnlichkeiten, welche sich nicht in Abrede stellen lassen, sind manche Forscher, durchdrungen von der Ueberzeugung, daß alle Lebensvorgänge in letzter Instanz physikalisch, chemisch oder mechanisch erklärbar sein müssen, zu der Ansicht verleitet worden, daß das lebende Protoplasma seiner Natur nach eine Flüssigkeit, und zwar eine Mischung verschiedener flüssiger Substanzen, also eine „Emulsion“ sei.

In seinen Studien über Protoplasmamechanik spricht sich BERTHOLD mit Entschiedenheit in diesem Sinne aus. Ihm schließt sich in jeder Beziehung VERWORN an, nach dessen Anschauung die Lebenserscheinungen sehr wohl an ein flüssiges Substrat geknüpft sein können. Er erklärt es als „eine starke Voreingenommenheit für gewisse unhaltbare Theorien, wenn man sich der Tatsache verschließen wolle, daß das Protoplasma sich physikalisch wie eine Flüssigkeit verhalte“.

Er definiert daher auch die Zelle als ein meist mikroskopisch kleines Klümpchen flüssiger Substanz, in der verschiedene, teils geformte, teils gelöste Bestandteile eingelagert sind, und er findet, „wenn man die lebendige Substanz mit flüssigen Gemischen vergleicht, daß sie sich in ihren Bauverhältnissen nicht mehr von leblosen Flüssigkeitsgemischen unterscheidet, wie diese untereinander, ja nicht einmal so sehr, wie diese von einem Kristall“.

Gegen derartige und ähnliche Auffassungen vom Wesen der Zelle muß hier entschieden Stellung genommen werden, da sie von Grund aus unvereinbar sind mit der Vorstellung vom Elementarorganismus, welcher sich wie ein roter Faden durch dieses Lehrbuch hindurchzieht und schon gleich auf p. 10 in einigen Sätzen skizziert wurde. Denn wenn auch zugegeben werden muß, daß das Protoplasma unter Umständen sehr viel Imbibitionswasser aufnehmen und dadurch Eigenschaften wie eine Flüssigkeit erhalten kann, woraus sich manche Erscheinungen erklären (siehe oben), so darf deswegen doch nicht das Protoplasma als eine Flüssigkeit bezeichnet werden. Durch eine solche Definition wird die Erklärung auf etwas ganz Nebensächliches gelenkt, dagegen von der eigentlichen Hauptsache abgezogen. Denn flüssig ist im Protoplasma nur das in ihm enthaltene Wasser; die es aufbauenden Eiweißkörper aber und alle ihre unzähligen Derivate, die als die eigentlichen Träger des Lebensprozesses in Frage kommen, befinden sich in einem festeren Aggregatzustand und stehen außerdem in näheren und geordneten Beziehungen zueinander, die erst das Wesen des Organismus ausmachen. Wenn gelöstes Eiweiß in der Zelle noch außerdem gefunden wird, so hat es die Bedeutung von Nahrungseiweiß, welches entweder zu einem integrierenden Bestandteile des Protoplasma erst umgewandelt oder bei dem Stoff- und Kraftwechsel in ihm in irgendeiner Weise aufgebraucht wird.

Wie NÄGELI und viele andere Forscher, sind wir der Ueberzeugung, daß die komplizierten Erscheinungen des Lebensprozesses, vor allen Dingen die Vererbung, nicht aus den Eigenschaften von Flüssigkeiten oder ge-

Digitized by Google

lösten Stoffen erklärbar sind. Mit Recht bezeichnet daher WIESNER „den Versuch, die Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz auf Eigenschaften der Flüssigkeiten zurückzuführen, als einen befremdlichen".

Eine große Förderung hat die Lehre vom Protoplasma in der Zukunft von chemischen Untersuchungen zu erwarten. Zurzeit sind allerdings die Schwierigkeiten, welche sich einer rationellen Zellchemie entgegenstellen, ganz außerordentliche. Denn, wenn schon die Chemie der Eiweißkörper im Verhältnis zu anderen Gebieten der Chemie zurück ist, so gilt dies in noch höherem Grade von den Eiweißkörpern der Zelle. Haben wir es doch im Protoplasma nicht mit einer einfachen Proteinsubstanz, sondern wahrscheinlich mit unzähligen Modifikationen von solchen zu tun, die in kleinsten Mengen miteinander verbunden sind; zu ihnen treten noch andere Substanzen hinzu, die aus Umsetzungen von Eiweißkörpern gebildet werden und entweder einer progressiven oder regressiven Metamorphose angehören können, in letzterem Fall also Zerfallsprodukte darstellen. Die Schwierigkeit wird im wesentlichen noch dadurch erhöht, daß jeder kleinste chemische Eingriff den Tod der Zelle herbeiführt und gerade das Wesentliche des Protoplasma, auf welchem der Lebensprozeß beruht, vernichtet. Daß auf diesem Gebiet mit den gewöhnlichen Methoden der gegenwärtigen Chemie nicht sehr weit zu kommen ist, läßt sich schon jetzt ersehen. Wie HEIDENHAIN (I 1907, p. 33) mit vollem Recht und in Uebereinstimmung mit dem von mir stets vertretenen Standpunkt bemerkt, „sind die Eiweißkörper, welche die Chemie darstellt, Trümmer des Protoplasmas. Vom Protoplasma ist eine direkte, chemische Analyse nicht ausführbar. Die Kenntnis der Struktur der Eiweiße kann daher für das Plasma nur die Bedeutung haben, daß molekulare Gruppierungen ähnlicher Art auch an lebenden Stoffen vorhanden sein werden." Die Zellchemie der Zukunft wird sich daher noch ihre eigenen Methoden ausbilden müssen. Einen Weg, der schon manches Ergebnis gefördert hat und noch Besseres erwarten läßt, bietet uns hier die farbenanalytische Methode, wie sie EHRLICH genannt hat. Diese besteht darin, daß man kleinste spezifische Stoffteilchen in der Zelle durch charakteristische Färbungen kenntlich und von anderen unterscheidbar macht. Die zahlreichen Farbstoffe, namentlich aber die basischen, sauren und neutralen Anilinfarben gewähren die Möglichkeit, zu weiteren Fortschritten in dieser Richtung, namentlich wenn die Färbetechnik sich erst zu einem rationelleren Zweig der Wissenschaft herausgearbeitet haben wird, als es jetzt noch der Fall ist.

In dem Protoplasma legt man einen besonderen Wert als den eigentlichen Trägern der Lebensprozesse den Proteinsubstanzen bei, den kompliziertesten organischen Körpern, die es gibt, und über deren chemische Konstitution die Analyse noch wenig sichere Aufschlüsse gegeben hat. Ihre komplizierte Struktur beruht in erster Linie auf den ganz außergewöhnlichen, chemischen Eigenschaften des Kohlenstoffs. In den Proteinsubstanzen haben sich dem Kohlenstoff vier andere Elemente, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel beigesellt, in einem Verhältnis, welches man durch die Formel $C_{72}H_{106}N_{18}SO_{22}$ (Zusammensetzung eines Eiweißmoleküls) auszudrücken versucht hat (NÄGELI III 1884).

Unter den verschiedenen Arten der Proteinkörper (Albumine, Globuline, Fibrine, Plastine, Nukleine etc.) scheint für das Protoplasma besonders das Plastin charakteristisch zu sein (REINKE III 1881, SCHWARZ III 1887, ZACHARIAS III 1883); dasselbe ist im Wasser und in 10 Proz.

Digitized by Google

Lösung von Kochsalz oder schwefelsaurer Magnesia unlöslich; in verdünnter Essigsäure wird es gefällt, in konzentrierter zur Aufquellung gebracht; in konzentrierter Salzsäure wird es gefällt; es widersteht sowohl der Pepsin- als der Trypsinverdauung. Es färbt sich wenig oder gar nicht in basischen, dagegen in sauren Anilinfarben (Eosin und S-Fuchsin).

Daneben finden sich in geringerer Menge Globuline und Albumine, die auch in gelöstem Zustand im Zellsaft der Pflanzen vorkommen.

Das Protoplasma ist sehr reich an Wasser, welches, wie SACHS (III 1882) bemerkt, zu seiner Molekularstruktur in demselben Sinne gehört, wie z. B. das Kristallwasser zur Struktur sehr vieler Kristalle nötig ist, die ihre kristallinische Form durch Entziehung des Kristallwassers verlieren. An frischen Fruchtkörpern von Aethalium septicum fand REINKE (III 1881) 71,6 Proz. Wasser und 28,4 Proz. bei 100 Grad getrocknete Substanz. 66 Proz. Flüssigkeit ließ sich durch Auspressen erhalten.

Im Protoplasma kommt ferner stets eine Anzahl verschiedener Salze vor, welche bei seiner Verbrennung als Asche zurückbleiben. Bei Aethalium septicum enthält die Asche an Grundstoffen Chlor, Schwefel, Phosphor, Kalium, Natrium, Magnesium, Calcium, Eisen.

Lebendes Protoplasma gibt eine deutlich alkalische Reaktion; rotes Lackmuspapier, sowie ein im Braunkohl vorkommender, von SCHWARZ beschriebener, roter Farbstoff wird blau. Es ist dies bei Pflanzen auch dann der Fall, wenn der Zellsaft, wie gewöhnlich, sauer reagiert. Die alkalische Reaktion rührt nach den Untersuchungen von SCHWARZ (III 1887) bei den Pflanzen von Alkali her, welches in dem lebenden Protoplasma an die Proteinkörper gebunden ist.

Außerdem lassen sich im Protoplasma stets die verschiedensten Stoffwechselprodukte nachweisen, welche teils der progressiven, teils der regressiven Metamorphose angehören. Sie zeigen im tierischen und pflanzlichen Zellenkörper eine große Uebereinstimmung. Hier wie dort sind Pepsin, Diastase, Myosin, Sarkin, Glykogen, Zucker, Inosit, Dextrin, Cholestearin und Lecithin, Fette, Milchsäure, Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure etc. gefunden worden.

Als Beispiel für die quantitative Zusammensetzung einer Zelle einschließlich ihres Kernes teilen SCHIEFERDECKER und KOSSEL (III 1891) in ihrem Lehrbuch eine von HOPPE-SEYLER ausgeführte Analyse der Eiterkörperchen mit. Nach ihr enthalten 100 Gewichtsteile organischer Substanz: verschiedene Eiweißstoffe 13,762, Nuklein 34,257, unlösliche Stoffe 20,566, Lecithin und Fette 14,383, Cholestearin 7,400, Cerebrin 5,199, Extraktivstoffe 4,433.

In der Asche fand sich Kalium, Natrum, Eisen, Magnesium, Calcium, Phosphorsäure und Chlor.

Ein anderes, sehr geeignetes Material zur Ausführung chemischer Analysen bieten die Samenfäden des Lachses dar, welche von MIESCHER einer Analyse unterworfen worden sind. Da die Köpfe der Samenfäden hauptsächlich aus Kernsubstanz bestehen, ergibt sich ein hoher Prozentsatz von Nuklein. MIESCHER hat die organische Substanz der Lachsmilch zusammengesetzt gefunden aus: Nuklein 48,68, Protamin 26,76, Eiweißstoffe 10,32, Lecithin 7,47, Cholestearin 2,24, Fett 4,53.

Von manchen Seiten ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß die Erforschung der Lebenssubstanz und des Lebensprozesses ein chemisch-physikalisches Problem sei. Mir scheint auch in diesem Ausspruch eine Verkennung der eigentlichen Aufgaben, welche die Biologie zu lösen hat, enthalten zu sein. Ich bin weit entfernt, den alten Begriff der Lebens-

Digitized by Google

kraft wieder neu auffrischen zu wollen. Ich schließe vielmehr so: Nehmen wir selbst an, die Wissenschaft der Chemie wäre in einer fernen Zukunft so weit vervollkommnet, daß sie uns genau den Aufbau aller möglichen Eiweißmoleküle und ihrer Derivate durch Analyse nachzuweisen imstande ist, daß sie ferner auch mit ihren Methoden anzugeben vermöchte, welche Arten von Eiweißmolekülen und anderen organischen Stoffen und in welcher Menge sie in der lebenden Zelle enthalten sind, so würde nach unserer Ansicht durch diese gewiß wunderbaren Leistungen chemischer Experimentierkunst und Methodik der eigentliche Kern des Lebensproblems noch ungelöst und die Einsicht in das Wesentliche der lebenden Zelle und des Protoplasma noch nicht gewonnen sein. Denn die Zelle ist kein „lebendes Eiweiß“, wie man zuweilen gesagt hat, sie ist nicht einfach ein Gemengsel zahlloser Eiweißmoleküle, sondern sie ist ein Organismus, gebildet aus gesetzmäßig untereinander verbundenen elementaren Lebenseinheiten, die selbst wieder Komplexe von Eiweißmolekülen und daher mit Eigenschaften begabt sind, die von den Eigenschaften des einfachen Eiweißmoleküls ebenso verschieden sind, wie die Eigenschaften des letzteren von den Eigenschaften der es aufbauenden Atome. Daher sagte ich in einem Vortrag: „Wenn es Aufgabe des Chemikers ist, die zahllosen Verbindungen der verschiedenartigen Atome zu Molekülen zu erforschen, so kann er, streng genommen, überhaupt nicht dem eigentlichen Lebensproblem näher treten. Denn dieses beginnt ja überhaupt erst da, wo seine Untersuchung aufhört. Ueber dem Bau des chemischen Moleküls erhebt sich der Bau der lebenden Substanz als eine weitere höhere Art von Organisation, erhebt sich der Bau der Zelle und über diesem erhebt sich wieder der Bau der Pflanzen und Tiere, die noch kompliziertere, kunstvolle Vereinigungen von Millionen und Milliarden Zellen darstellen, welche in der verschiedenartigsten Weise zusammengeordnet und differenziert sind.“

„Was hat in aller Welt chemische Wissenschaft, wie sie jetzt ist, mit dieser ganz neuen Welt von Organisationen des Stoffes zu tun, auf welchen erst die Lebenserscheinungen beruhen? Wollte sich der Chemiker zur Aufgabe stellen, auch diese zu erforschen, dann müßte er selbst Biologe, vor allem Morphologe werden; dann aber würden auch seine Arbeitsmethoden und Ziele durchaus andere und viel umfassendere sein.“

Wenn die Chemie dereinst auch alle Eiweißkörper durch Synthese künstlich darzustellen vermöchte, einen Protoplasmakörper, das heißt, eine lebende Zelle zu bilden, wäre doch immer noch ein ähnliches Beginnen, wie der Versuch Wagners, einen Homunculus in der Phiole auszukristallisieren. Denn nach allen unseren Erfahrungen entstehen Zellen auf keinem anderen Wege als durch Fortpflanzung aus bereits vorhandenen Zellen; ihre heutige Organisation ist daher das Produkt einer außerordentlich langen historischen Entwicklung. Omnis cellula a cellula.

In den feineren Bau des Protoplasma mit Hilfe des Mikroskops noch tiefer einzudringen, ist eine wichtige Aufgabe der biologischen Forschung. An Versuchen dazu hat es in den letzten Jahrzehnten auch nicht gefehlt. Ich brauche nur die Namen Frommann, Heitzmann, Flemming, Bütschli, Altmann und in jüngster Zeit besonders Heidenhain (1907) zu nennen. Durch ihre Bemühungen ist schon eine besondere kleine Literatur über das Kapitel:

„Protoplasmastruktur“

entstanden.

Digitized by Google

Bei Anwendung der besten und stärksten Vergrößerungen ist am lebenden Protoplasma meist nur sehr wenig zu sehen. Daher stößt man in der Literatur häufig auf den Ausdruck „homogenes Protoplasma". Dergleichen Redewendungen können natürlich nicht als Beweis gegen das Vorhandensein einer feineren Struktur verwertet werden, da sie sich unserer Wahrnehmung entziehen kann. Denn Aggregate verschiedenartiger kolloidaler Substanzteilchen, die von reichlicher Flüssigkeit durchtränkt, dabei sehr klein, farblos und in ihrem Lichtbrechungsvermögen voneinander und vom Imbibitionswasser nicht genügend verschieden sind, werden uns optisch homogen erscheinen.

Bei dieser Sachlage wird man zwar versuchen müssen, soweit es möglich ist, schon am lebenden Protoplasma etwa vorhandene Strukturen zu erkennen, aber auch auf die Hilfsmittel nicht verzichten, die passende Behandlung des Protoplasma mit Reagentien und Farbstoffen dem Mikroskopiker darbietet. Denn durch Gerinnung und Färbung können auch kleinste Substanzteilchen in der Zelle auf das schärfste sichtbar und zugleich von anderen chemisch verschiedenen Körpern differenziert werden. Allerdings wird man sich hier mehr, als es häufig geschieht, den so erhaltenen künstlichen und viel deutlicher gewordenen Strukturbildern gegenüber sehr kritisch zu verhalten haben und wird stets prüfen müssen, ob man eine schon im lebenden Protoplasma präformierte und durch Reagentienwirkung nur erkennbar gemachte, oder ob man eine im Leben gar nicht vorhanden gewesene, nur durch die Konservierung hervorgerufene Struktur, ein Artefakt, vor sich hat. Die eine ist von Wert, die andere belanglos. Die Unterscheidung zwischen beiden ist oft gewiß nicht leicht; in der Literatur sind zuweilen Kunstprodukte als normale Verhältnisse beschrieben worden. Es ist ein Verdienst von A. Fischer in seinem Buch: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma, die kritische Sonde angelegt zu haben.

Als Kunstprodukte sind alle festen Gebilde aufzufassen, die durch Ausfällung von Albuminaten und ähnlichen Stoffen entstanden sind, die sich, wie wir wissen, im Imbibitionswasser des Protoplasmas und im Kernsaft in Lösung vorfinden. So können Körnchen, Hohlkugeln, Fädchen, Netze und andere Arten von Gerinnseln in der Zelle zum Vorschein kommen, die, wie die Gerinnsel im Kernsaft, nicht das geringste mit wirklich präformierten Strukturen zu tun haben. Der Mikroskopiker darf sich auf der einen Seite durch dergleichen Gebilde nicht täuschen lassen, auf der anderen Seite darf er in den Skepsis aber auch nicht so weit gehen, daß er überhaupt in allen durch Reagentienwirkung und Färbung sichtbar gemachten Strukturen Kunstprodukte vor sich zu haben argwöhnt. Demgegenüber ist hervorzuheben, daß alle Eiweißkörper und anderen Substanzen, die sich in den lebenden Zellen schon in einem festen Aggregatzustand befinden, bei Reagentienbehandlung und Färbung Form und Zusammenhang in ursprünglicher Weise auch beibehalten werden. Ob hierbei dieses oder jenes Gebilde etwas geschrumpft oder gequollen oder sonstwie etwas verändert ist, bleibt Nebensache gegenüber dem Umstand, daß wir in eine wirklich vorhandene Struktur der lebenden Zelle einen Einblick gewonnen haben. In diesem Sinne betrachte ich als wirkliche Strukturteile der Zelle das Kernnetz, die Chromatinkörner, die Nukleolen, Chromosomen, das Zentrosom, die Plastiden, Vakuolen, viele fibrilläre Gebilde etc. Nach unserem Ermessen ist Fischer in seinen kritischen Untersuchungen, so verdienstlich sie sind, in manchen Beziehungen viel zu weit gegangen und ist zu Zweifeln

Digitized by Google

geführt worden auch in Fällen, wo sie uns nicht angebracht zu sein scheinen. Mein Standpunkt läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß der Mikroskopiker sich nur zu hüten hat vor einer Verwechselung der durch Reagentienbehandlung ausgefällten, in der lebenden Zelle aber gelösten Albuminate mit präformierten, in festem Aggregatzustand befindlichen und daher wirklichen Strukturteilen der Zelle. Die Unterscheidung zwischen beiden mag zuweilen nicht leicht sein.

Eine andere Schwierigkeit bei der uns beschäftigenden Frage beruht darauf, daß die Strukturen, die bei sehr starken Vergrößerungen sichtbar werden, namentlich wenn der Lichtstrahl durch viele kleine, übereinander gelegene Teile von verschiedener Lichtbrechung hindurchgeht, Trugbilder sein können, erklärbar nach den physikalischen Gesetzen der Lichtbrechung. Kein Geringerer als ABBE, der beste Kenner des Mikroskops und der Gesetze der Optik, hat davor gewarnt, nicht jedes bei starker Vergrößerung erhaltene Bild als den richtigen Ausdruck einer im untersuchten Gegenstand wirklich vorhandenen Struktur zu halten. So wäre auch in dieser Richtung Vorsicht geboten. Daher kann es uns nicht wundern, daß das Thema der feineren Protoplasmastruktur noch etwas im argen liegt.

In den letzten Dezennien sind über Protoplasmastruktur wenigstens vier Ansichten geäußert worden, welche als Gerüsttheorie, als Schaum- oder Wabentheorie, als Filartheorie und als Granulatheorie charakterisiert werden können.

Die Gerüsttheorie ist von FROMMANN (III 1875), HEITZMANN (III 1873), KLEIN (III 1878), LEYDIG (III 1885), SCHMITZ (III 1880) u. a. aufgestellt worden. Nach ihr besteht das Protoplasma aus einem sehr feinen Netzwerk von Fibrillen oder Fäserchen, in dessen Lücken Flüssigkeit enthalten ist. Es gleicht daher im allgemeinen einem Schwamm; seine Struktur ist, wenn man sich kurz ausdrückt, eine spongiöse.

Bei einem Ueberblick über diese Literatur wird man finden, daß unter der Bezeichnung „spongiöser Bau des Protoplasma“ zuweilen ganz heterogene Dinge zusammengeworfen worden sind. Einmal beziehen sich die Beschreibungen auf gröbere Gerüstwerke, welche durch Einlagerung verschiedenartiger Stoffe in das Protoplasma, wie später noch ausführlicher besprochen werden wird, bedingt sind und daher nicht als eine dem Protoplasma als solchem anhaftende Struktur bezeichnet und mit ihr zusammengeworfen werden dürfen. Dies gilt z. B. für die Beschreibung der Becherzellen von LIST (III 1885). Ferner sind häufig auch netzförmige Strukturen beschrieben und abgebildet worden, die durch Gerinnung (durch einen Entmischungsvorgang) hervorgerufen sind und als Kunstprodukte gedeutet werden müssen. Künstliche Gerüststrukturen kann man sich z. B. leicht erzeugen, wenn man Eiweißlösungen oder Leimgallerte durch Zusatz von Chromsäure, Pikrinsäure oder Alkohol zur Gerinnung bringt. So zeichnet HEITZMANN (III 1873) in sehr schematischer Weise in die verschiedensten Zellen des tierischen Körpers Netzwerke ein, welche dem wirklichen Zustand in keiner Weise entsprechen. Auch BÜTSCHLI bemerkt in seiner Literaturübersicht (III 1892, p. 113), „es sei überhaupt häufig recht schwierig zu entscheiden, ob die von früheren Beobachtern beschriebenen Netzstrukturen eigentlich feinste Plasmastrukturen seien, oder ob sie auf gröberen Vakuolisationen beruhen. Da sie beide sehr ähnlich aussehen, könne man hierüber nur auf Grund der Größenverhältnisse ein einigermaßen gesichertes Urteil

Digitized by Google

gewinnen.“ BÜTSCHLI fand durchgängig, daß die Maschenweite der eigentlichen Plasmastrukturen kaum 1 μ überschreitet.

Wenn somit gegen viele Angaben gerechte Zweifel erhoben werden können, liegen anderen Beschreibungen (FROMMANN, SCHMITZ, LEYDIG etc.) wohl wirklich feinere Strukturen des Zellkörpers zugrunde.

In der Deutung der als Netzwerk beschriebenen Bilder nimmt BÜTSHLI einen eigenen, von den genannten Forschern abweichenden Standpunkt ein, durch den er zur Aufstellung einer Schaum- oder Wabentheorie des Protoplasma (III 1892) veranlaßt worden ist.

Durch Vermischung von eingedicktem Olivenöl mit K_2CO_3 oder mit Kochsalz oder Rohrzucker gelang es ihm, feinste Schäume herzustellen, deren Grundmasse Oel ist, das von zahllosen, allseitig abgeschlossenen und von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Räumchen durchsetzt ist (Fig. 3). Der Durchmesser der letzteren bleibt bei sehr feinen mikroskopischen Schäumen in der Regel unter 0,001 mm. Die kleinen Räumchen, die sich mit Bienenwaben vergleichen lassen und die verschiedenartigsten Polyeder darstellen können, werden durch feinste, das Licht etwas stärker brechende Oellamellen voneinander getrennt. In der Anordnung der Waben muß nach physikalischen Regeln stets die Bedingung erfüllt sein, daß immer nur drei Lamellen in einer Kante zusammenstoßen. Auf dem optischen Durchschnitt treffen daher in einem Knotenpunkte immer nur drei Linien zusammen. Waren im Oel vor der Schaumbildung feine Rußpartikelchen verteilt, so sammeln sich dieselben in den Knotenpunkten des Wabenwerkes an. An feinen Schäumen läßt sich endlich noch eine oberflächliche Schicht nachweisen, in welcher die kleinen Waben der Art angeordnet sind, daß ihre an die Oberfläche stoßenden Scheidewände aus Oel senkrecht zu dieser gerichtet und daher auf dem optischen Durchschnitt parallel zueinander gelagert sind. BÜTSCHLI unterscheidet dieselbe als eine Alveolarschicht (Fig. 3 *alv*).

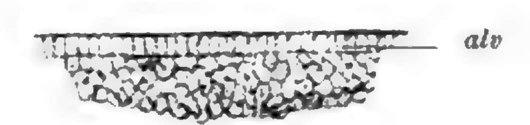


Fig. 3. **Optischer Durchschnitt der Randpartie eines aus Olivenöl und Kochsalz hergestellten Oelschaumtropfens mit sehr deutlicher und relativ hoher Alveolarschicht** (*alv*). Vergr. 1250. Nach BÜTSCHLI Taf. III, Fig. 4.

Einen entsprechenden Bau nimmt nun BÜTSCHLI für das Protoplasma aller pflanzlichen und tierischen Zellen an (Fig. 4 und 5) auf Grund seiner Untersuchung lebender und mit Reagentien behandelter Objekte. Den Oellamellen, welche im künstlichen Schaum die Flüssigkeitströpfchen trennen, entspricht ein plasmatisches Gerüst. Auch hier sind in den Knotenpunkten desselben die Körnchen (Mikrosomen) zusammengedrängt. Auch hier ist der Protoplasmakörper nach außen häufig zu einer Alveolarschicht differenziert. Das Bild, welches andere Forscher als Faden- und Netzwerk mit kommunizierenden, die Flüssigkeit bergenden Maschenräumen beschreiben, deutet BÜTSCHLI als Waben- und Schaumwerk mit allseitig abgeschlossenen Räumen; er bemerkt aber selbst zu dieser Deutung, daß bei der Kleinheit der in Frage stehenden Strukturen nach dem mikroskopischen Bilde allein eine feste Entscheidung darüber, ob Netz oder Wabenstruktur vorliege, sich nicht immer treffen lasse (III 1892, p. 140), denn „in beiden Fällen müsse das mikroskopische Bild dasselbe sein“.

Digitized by Google

Für Bütschlis Lehre von einem wabigen Bau des Protoplasma oder für eine „Spumoidstruktur" spricht sich neuerdings Rhumbler (1914) auf Grund seiner Untersuchungen der physikalischen Eigenschaften der lebenden Substanz aus. Er beruft sich hierbei hauptsächlich auf die Innenspannung und die Grenzflächenspannung eines Spumoids. Doch nimmt er zugleich eine Modifikation der Lehre von Bütschli vor. Denn er erkennt in dem Bau aus mikroskopisch noch erkennbaren Schaumkämmerchen keine dem Protoplasma an sich inhärente Elementarstruktur, sondern nur den gewöhnlichsten Zustand des Protoplasma (1914, p. 524). Ferner besteht nach ihm zwischen einer einfachen Flüssigkeit und dem lebenden Protoplasma ein sehr wesentlicher Unterschied dadurch, daß ein Schaum infolge seiner Oberflächen- und Innenspannung eine ungleich stabilere Struktur als eine einfache, einheitlich

Fig. 4.

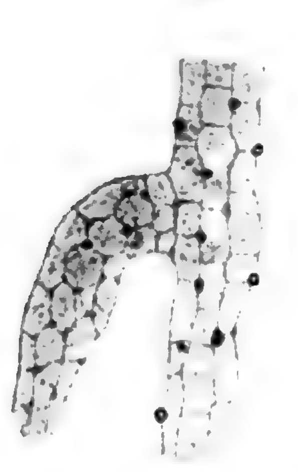


Fig. 5.

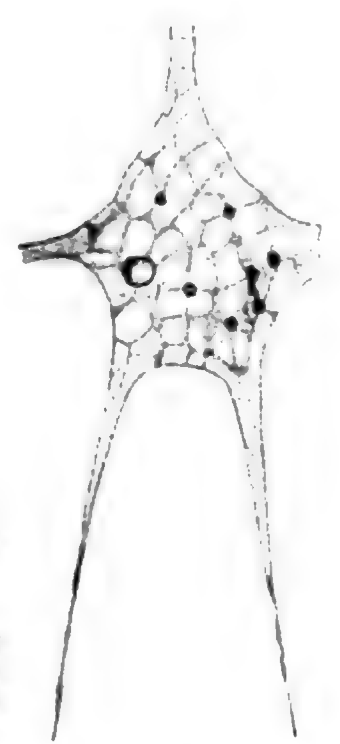


Fig. 4. **Zwei lebende Plasmastränge aus den Haarzellen einer Malve.** Etwa 3000-fach vergr. Nach Bütschli Taf. II, Fig. 14.

Fig. 5. **Schwimmhautartige Ausbreitung mit sehr deutlicher Struktur aus dem Pseudopodiennetz einer Miliolide.** Lebend etwa 3000-fach vergr. Nach Bütschli Taf. II, Fig. 5.

homogene Flüssigkeit besitzt (l. c. p. 526). Allerdings ist diese Innenstruktur nicht so fest, daß nicht durch Zentrifugieren (O. Hertwig) eine weitgehende Verlagerung von Dotterplättchen im Ei ohne Störung seiner Entwicklungsfähigkeit hervorgerufen werden kann.

Auch die Strahlenfiguren, die sich unter bestimmten Bedingungen im Protoplasma vorübergehend ausbilden und später noch ausführlicher von mir besprochen werden sollen, sucht Rhumbler auf die Spumoidstruktur zurückzuführen. Er stellt hierüber folgende 2 Thesen auf:

1) Wenn künstliche Schäume unter Wirkung von Zugkräften gestellt werden, so nehmen ihre in der Richtung des Zuges verlaufenden Wabenwände eine in der Zugrichtung verlaufende parallele, fibrillärstreifige Anordnung an. Dieselbe Erscheinung zeigen auch unter Zugwirkung stehende Protoplasmamassen.

2) Ist die Zugwirkung eine zentrale, so entstehen in künstlichen Schäumen ebenso wie im Protoplasma ausgedehnte Strahlungen, die nach dem Zugzentrum hin gerichtet sind. Durch dizentrischen Zug-

Digitized by Google

wirkungen nach zwei Polen hin können in geeigneten Spumoiden Spindelfiguren erzeugt werden, die denjenigen in Teilung begriffener Zellen in allem Wesentlichen strukturell gleichen (RHUMBLER, 1914, p. 525).

Die dritte von den oben angeführten Lehren oder die Filartheorie ist an den Namen von FLEMMING (III 1882) geknüpft.

Bei der Untersuchung vieler Zellen im lebenden Zustand (Knorpel-, Leber-, Bindegewebs-, Ganglienzellen etc.) beobachtete FLEMMING im Protoplasma (Fig. 6) feinste Fädchen, die etwas stärker lichtbrechend sind, als die sie trennende Zwischensubstanz. In manchen Zellen sind die Fädchen kürzer, in anderen länger; bald sind sie spärlicher, bald reichlicher vorhanden. Ob sie voneinander getrennt sind und durchweg aneinander vorbeilaufen, oder ob sie sich zu einem Netz verbinden, konnte nicht bestimmt entschieden werden. Wollte man sie sich aber auch zu einem Netz verbunden denken, so würden die Maschenräume sehr ungleich weit ausfallen. FLEMMING nimmt daher im Protoplasma zwei verschiedene Substanzen an, über deren chemische Natur und deren Aggregatzustand er sich nicht näher äußert: eine Fädchensubstanz und eine Zwischensubstanz, oder eine Filar- und Interfilarmasse.

Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 6. **Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve, stark vergrößert mit deutlicher Filarsubstanz.** Nach FLEMMING aus HATSCHEK, Fig. 2.

Fig. 7. **Leberzellen mit Granulis.** Nach ALTMANN aus VERWORNS Lehrbuch d. allg. Phys., Fig. 7.

(Mitom und Paramitom). Der Darstellung FLEMMINGS schließt sich RETZIUS (III 1911) auch in seinen jüngst erschienenen Untersuchungen an, welche die Protoplasmastruktur der Eizellen verschiedener Tiere behandeln. Er kommt zu dem Ergebnis, „daß in den jungen, unreifen Eiern das Protoplasma aus einer hyalinen, scheinbar unstrukturierten Substanz, dem Paramitom FLEMMINGS, und aus einem diese Substanz durchflechtenden, feinen Fadengerüst, dem Mitom, besteht, in dem eine Menge feiner Körner (Mikrosomen) in moniliformer Anordnung aufgehängt sind. Dieses Fadengerüst stellt kein Netzwerk, sondern ein Geflecht von hier und da dichotomisch verästelten Fäden dar". Wenn sich Strahlungen im Protoplasma bilden, strecken sich die sonst gewundenen Fäden mehr oder weniger gerade aus und ordnen sich sonnenstrahlenförmig um ein Zentrum an.

In dem Abschnitt „Protoplasmastruktur" könnte auch auf die strahlige Anordnung des Protoplasma, wie sie auf gewissen Stadien der Kernteilung vorübergehend beobachtet wird, oder auf das streifige Aussehen, welches das Protoplasma sekretorischer Zellen so häufig zeigt, näher eingegangen werden. Da es sich aber hier um Strukturen handelt, die durch besondere Verhältnisse verursacht werden, wollen wir erst an späterer Stelle auf sie zurückkommen.

Digitized by Google

In einer vierten Richtung endlich bewegen sich wieder die Bestrebungen ALTMANNS (III 1890), eine feinere Zusammensetzung des Protoplasma nachzuweisen (Granulatheorie). Dieser Forscher hat durch Ausbildung besonderer Methoden kleinste Teilchen, die er als Granula bezeichnet, im Zellenleib sichtbar gemacht. Er konserviert die Organe in einem Gemisch von 5-proz. Lösung von Kaliumbichromat und von 2-proz. Ueberosmiumsäure und färbt die von ihnen angefertigten feinen Schnitte mit Säurefuchsin, wobei die Färbung durch alkoholische Pikrinsäurelösung schärfer differenziert wird. In einer farblosen Grundsubstanz werden bei diesem Verfahren zahlreiche kleinste, dunkelrot gefärbte Körnchen sichtbar gemacht, die entweder isoliert bald dichter, bald lockerer nebeneinander liegen oder in Reihen zu Fäden verbunden sind.

ALTMANN knüpft an seinen Nachweis eine weittragende Hypothese. Er erblickt in den Granula noch kleinere Elementarorganismen, aus denen die Zelle selbst wieder zusammengesetzt ist; er nennt sie die Bioblasten, schreibt ihnen den Bau eines organisierten Kristalls zu und betrachtet sie für gleichwertig den Mikroorganismen, die sich auch als Einzelelemente in Haufen zu einer Zoogloea oder der Reihe nach in Fäden anordnen. „Wie in der Zoogloea der einzelnen Individuen durch eine gallertartige Ausscheidungssubstanz ihres Körpers miteinander verbunden und zugleich voneinander getrennt sind, so dürfte dies auch bei den Granulis der Zelle der Fall sein; auch hier werden wir in der Umgebung derselben nicht nur Wasser oder Salzlösung als vorhanden annehmen dürfen, sondern ebenfalls eine mehr gallertartige Substanz (Intergranularsubstanz), deren Konsistenz in manchen Fällen bis an den flüssigen Zustand heranreichen, in andern aber ziemlich derb sein wird. Für den ersten Fall spricht die große Beweglichkeit, die manchem Protoplasma eigen ist. Häuft sich die Intergranularsubstanz irgendwo in der Zelle ohne Granula an, so vermag sie hier ein echtes Hyaloplasma zu bilden, welches frei von lebenden Elementen ist, darum auch den Namen eines Protoplasma nicht verdient."

ALTMANN definiert daher „das Protoplasma als eine Kolonie von Bioblasten, deren einzelne Elemente sei es nach Art der Zoogloea, sei es nach Art der Gliederfäden gruppiert und durch eine indifferente Substanz verbunden sind". „Der Bioblast ist daher die gesuchte morphologische Einheit aller organisierten Materie, von welcher alle biologischen Erwägungen in letzter Instanz auszugehen haben." Doch ist der Bioblast der Zelle keines isolierten Lebens fähig, er stirbt mit der Zelle ab. In ihr aber, so nimmt ALTMANN an, vermehrt er sich nur durch Teilung. (Omne granulum e granulo.)

Gegen die ALTMANNsche Hypothese, soweit sie sich auf Deutung beobachteter Verhältnisse bezieht, lassen sich schwerwiegende Einwände erheben. 1) Die kleinsten Mikroorganismen einer Zoogloea zeigen in ihrer Größe vielfache Uebergänge zu größeren Sproß- und Hefepilzen, die ihrem Bau nach von Zellen nicht zu unterscheiden sind und daher nach ALTMANN auch Kolonien von Bioblasten sein müßten. Auch hat BÜTSCHLI bei größeren Mikroorganismen eine Sonderung in Kern und Protoplasma und damit die Uebereinstimmung im Bau mit anderen Zellen wahrscheinlich gemacht. Die Geißeln, die bei vielen Mikroorganismen nachgewiesen sind, müssen auch als Zellorgane gedeutet werden. 2) Ueber die Beschaffenheit und Aufgabe der Granula in der Zelle sind wir noch viel zu wenig aufgeklärt, als daß sich nur irgendwie die Schlußfolgerung rechtfertigen ließe, durch welche sie zu den

Digitized by Google

eigentlichen Lebenselementen der Zelle erhoben werden. Durch die ALTMANNsche Hypothese wird der Wert, welchen man den Zellsubstanzen bisher zuerteilt hat, vollständig umgekehrt. ALTMANNS Intergranularsubstanz, welche ihrem physiologischen Wert nach der Gallerte der Zoogloea gleich geschätzt wird, ist im wesentlichen das Protoplasma der herrschenden Zellentheorie, also die Substanz, welche als die wichtigste Grundlage der Lebensprozesse betrachtet wird; die Granula dagegen gehören zum Teil wohl in die Kategorie der Protoplasmaeinschlüsse, denen man bisher eine minder bedeutungsvolle Rolle zuerteilt hat. So bezeichnet ALTMANN in der Pigmentzelle die Melaninkörnchen als die Bioblasten, das sie verbindende Protoplasma als Intergranularsubstanz. Ebenso kehrt ALTMANN beim Kern, wie bei der Beschreibung desselben hervorgehoben werden wird, den physiologischen Wert der Substanzen vollständig um, indem seine Granula im Kernsafte enthalten sind, die Intergranularsubstanz aber dem chromatinhaltigen Kernnetz entspricht.

Mit dem Worte Granula hat ALTMANN nach unserer Auffassung Gebilde von sehr verschiedenem morphologischen Wert, die zum Teil in die Kategorie der Protoplasmaprodukte gehören oder sogar erst künstlich durch Fällung bei Reagentienbehandlung erzeugt werden, zusammengefaßt. Ihre Untersuchung durch neue Methoden zugänglicher gemacht zu haben, wird das Hauptverdienst seiner hierauf bezüglichen Arbeiten bleiben, während seine Bioblastentheorie jetzt kaum noch Anhänger zählen wird.

Die Berechtigung der Einwände, welche die Granulatheorie von vielen Seiten erfahren hat, anerkennend, hat ALTMANN später selbst wesentliche Abänderungen an ihr vorgenommen und namentlich seine Ansicht von der Intergranularsubstanz, die ihm ursprünglich eine nebensächliche und tote Bindemasse der Granula zu sein schien, vollständig geändert. Auch die Intergranularsubstanz soll nach dieser umgestalteten Hypothese aus ungemein feinen, lebendigen Granula zusammengesetzt sein, welche durch Wachstum die Granula der gröberen Art hervorgehen lassen; sie soll daher den wichtigsten Bestandteil des Protoplasma, die Matrix des übrigen, bilden. Mit dieser Abänderung hat ALTMANN einen Fortschritt über seine ursprüngliche Theorie hinaus gemacht und sich, wie HEIDENHAIN (I 1907 p. 331) mit Recht bemerkt, in das Gebiet der Molekularkonstitution der lebenden Masse begeben.

Wenn wir jetzt die mitgeteilten Theorien auf ihre Berechtigung prüfen und aus dem Widerstreit der in ihnen zutage tretenden Ansichten ein Endergebnis zu gewinnen suchen, so scheint es uns zurzeit nicht möglich zu sein, eine universelle Formel für die Protoplasmastruktur aufzustellen. Wie auch KÖLLIKER, FLEMMING, WILSON, HENNEGUY u. a. schon hervorgehoben haben, kann das Protoplasma sowohl fädig, als alveolär, granulär oder homogen auch bei Anwendung stärkster Vergrößerung erscheinen. Auch kann seine Struktur während der Entwicklung der Zelle sich ändern, wie es WILSON für das Ei der Echinodermen verfolgt hat und wie es noch deutlicher die embryonale Pflanzenzelle an den Vegetationspunkten lehrt. Denn an diesen wandelt sich die Wabenstruktur, indem sie immer größer wird, durch noch weiter gesteigerte Wasseraufnahme allmählich in eine fädige und netzige Anordnung des Protoplasmakörpers durch Einreißen trennender Waben-

wände um (Fig. 1 A—C). Ferner scheint mir die Waben- oder Spumoidstruktur, wie auch RHUMBLER zugibt (1914 p. 523) für den Bau der Kernsubstanzen, die ohne Zweifel dem Protoplasma in ihrer Organisation verwandt sind, nicht gut anwendbar zu sein. Denn während des Kernteilungsprozesses treten mit größter Deutlichkeit fädige Anordnungen in Form der Spindelfasern, Chromatinfäden und Chromosomen hervor, deren Existenz wohl von niemand in Zweifel gezogen werden kann. Sie lassen auch bei stärksten Vergrößerungen von einer Spumoidstruktur nichts erkennen. Endlich sind die später noch zu besprechenden körnigen und fädigen Mitochondrien, Plastosomen, Trophoblasten etc. schon wegen der bei ihnen nachgewiesenen Fähigkeit der Selbstteilung sehr lebenswichtige und vom Begriff des Protoplasma nicht zu trennende Gebilde, die sich in die Lehre vom Wabenbau nicht einfügen lassen.

Nach unserer Ansicht ist eine Versöhnung der verschiedenen Ansichten über Protoplasmastruktur, die ja zum Teil auf wirklich zu beobachtenden Verhältnissen gegründet sind, nur dadurch herbeizuführen, daß wir beim mikroskopisch Sichtbaren nicht stehen bleiben, sondern von ihm ausgehend eine hypothetische Vorstellung von Strukturverhältnissen der lebenden Substanz, die dem ultramikroskopischen Gebiet angehören, zu gewinnen versuchen. Auf Hypothesen, die hierüber geäußert worden sind, werden wir aber erst am Schluß des III. Kapitels näher eingehen.

Ferner sei an dieser Stelle schon kurz auf Verhältnisse hingewiesen, die gleichfalls genauere Besprechung erst später (Kapitel IV b) finden werden.

Es kann nämlich das Protoplasma auch ein sehr verschiedenartiges Aussehen dadurch gewinnen, daß es Einschlüsse von chemisch differenten Stoffen enthält. Diese können zuweilen in solcher Masse abgelagert sein, daß der ganze Zellkörper fast allein aus ihnen zu bestehen scheint. Denken wir sie uns in diesem Falle entfernt, so entstehen naturgemäß in dem Zellkörper zahlreiche größere und kleinere Lücken, zwischen denen die protoplasmatische Grundlage der Zelle als ein zuweilen außerordentlich feines Fach- und Gerüstwerk zutage tritt. Dieses darf nicht, wie schon hervorgehoben wurde (p. 20), mit der wabigen Anordnung verwechselt werden, welche als feinere „Protoplasmastruktur" oben besprochen wurde.

Nach CRATO und WILSON sollten übrigens die gröbere oder pseudoalveoläre (Fig. 1 B und C) und die feinere oder „wahre" wabige Struktur von BÜTSCHLI (Fig. 4 und 5) durch alle möglichen Abstufungen untereinander verbunden sein, so daß nach der Ansicht von WILSON (I 1900. p. 50) kein logischer Grund für eine prinzipielle Unterscheidung zwischen ihnen besteht.

Man hat für die im Protoplasma eingeschlossenen Substanzen die Namen Deutoplasma (VAN BENEDEN) oder Paraplasma (KUPFFER III 1875) vorgeschlagen. Da man aber mit dem Wort Plasma doch immer die Vorstellung einer Eiweißsubstanz verbindet, während die Einschlüsse auch aus Fett, Kohlenhydraten, Saft und manchem anderen bestehen können, dürfte sich der Gebrauch jener beiden Bezeichnungen nicht empfehlen, und es ist besser, anstatt dessen entweder allgemein von inneren Plasmaprodukten und Zelleinschlüssen oder, je nach ihrer Bedeutung, von Reserve- und Sekretstoffen oder speziell von Dotterplättchen, Fetttropfen, Stärkekörnern, Pigmentkörnchen etc.

zu reden. Auf diese Gebilde wird in dem Kapitel IV b, das über den Stoffwechsel der Zelle handelt, noch näher eingegangen werden.

Zwischen dem Protoplasma und vielen Substanzen, die als Zelleinschlüsse zusammengefaßt werden können, besteht ein ähnlicher Unterschied, wie zwischen den Stoffen, die die Organe unseres Körpers ausmachen und den Stoffen, die erstens als Nahrung in unseren Körper aufgenommen werden und zweitens in flüssigem Zustande als Ernährungssaft durch alle Organe zirkulieren. Die einen, welche vom jeweiligen Ernährungszustand des Körpers weniger abhängig und geringerem Wechsel unterworfen sind, nennt man in der Physiologie Dauerstoffe, die anderen Verbrauchsstoffe. Dieselbe Unterscheidung ist auch für die Substanzen, die den Zellkörper zusammensetzen, anwendbar. Das Protoplasma ist ein Dauerstoff, dagegen sind viele in ihm eingeschlossenen Substanzen seine Verbrauchsstoffe.

Digitized by Google

DRITTES KAPITEL.

II. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Zellkerns (Nucleus).

Ebenso wichtig wie das Protoplasma, ist der Zellkern für das Wesen der Zelle; er wurde 1833 von ROBERT BROWN (I 1833) in Pflanzenzellen zuerst entdeckt und bald darauf von SCHLEIDEN (I 1838) und SCHWANN (I 1839) zum Mittelpunkt ihrer Theorie der Zellenbildung gemacht. Dann trat sein Studium eine Zeitlang in den Hintergrund, als man mit den interessanten Lebenserscheinungen des Protoplasma näher bekannt wurde. Erst vom Jahre 1870 an ist auch auf dem Gebiet der Kernlehre eine Entdeckung der anderen gefolgt, so daß dem zuvor vernachlässigten Gebilde augenblicklich ein größeres Interesse als dem Protoplasmakörper des Elementarorganismus geschenkt wird.

In der Geschichte des Zellkerns läßt sich eine gewisse Analogie mit der Geschichte der Zellentheorie nicht verkennen. Auch den Zellkern faßte man zuerst als ein Bläschen, ja geradezu als eine kleinere Zelle in der größeren auf. Als man dann in der Zelle das Protoplasma als die lebenstätige Substanz beurteilen lernte, sah man später auch beim Kern ein, daß seine Bläschenform etwas Nebensächliches und seine Lebenstätigkeit vielmehr an gewisse Substanzen gebunden ist, die im Kernraum enthalten sind und uns in sehr verschiedener Anordnung im ruhenden und tätigen Zustand entgegentreten können.

RICHARD HERTWIG (III 1876) hat diesen Gesichtspunkt in einer kleinen Abhandlung „Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen“ zuerst klar ausgesprochen in den Worten: „Als den wichtigsten Punkt für eine einheitliche Beurteilung der verschiedenen Kernformen muß ich gleich am Anfang meiner Betrachtungen hervorheben, daß sich bei allen Kernen eine gewisse stoffliche Uebereinstimmung erkennen läßt. Ob wir nun Zellkerne von Tieren, Pflanzen oder Protisten untersuchen mögen, stets finden wir, daß sie mehr oder minder von einer Substanz gebildet werden, welche ich im Anschluß an frühere Autoren als „Kernsubstanz“ (Nuklein) bezeichnen werde. Von der Charakteristik dieser Substanz müssen wir ausgehen, ebenso wie derjenige, welcher das Wesentliche der Zelle schildern will, zunächst mit der Zellsubstanz oder dem Protoplasma beginnen muß.

Wir definieren daher jetzt den Kern nicht mehr im Sinne von SCHLEIDEN und SCHWANN als ein kleines Bläschen in der Zelle, sondern als eine vom Protoplasma unterschiedene Masse eigentümlicher Kernsubstanzen, welche in sehr verschiedenartigen Formzuständen sowohl im ruhenden, als auch im aktiven Zustand bei der Teilung auftreten.

Digitized by Google

Wir betrachten nacheinander die Form, die Größe und die Zahl der Kerne in einer Zelle, alsdann die im Kern enthaltenen Substanzen und ihre verschiedenartige Anordnungsweise (die Kernstruktur).

a) Form, Größe und Zahl der Kerne.

Gewöhnlich erscheint uns der Kern in pflanzlichen und tierischen Zellen als ein mitten in der Zelle gelegener, kugeliger oder ovaler Körper (Fig. 1, 2, 6, 7). Da er häufig reicher an Flüssigkeit ist als das Protoplasma, läßt er sich von diesem auch in dem lebenden Objekt als ein heller, matt konturierter Fleck, als ein Bläschen oder als Vakuole unterscheiden. Das ist aber nicht immer der Fall. An vielen Objekten, Lymphkörperchen, Zellen der Hornhaut, Epithelzellen der Kiemenblättchen von Salamanderlarven ist der Kern im lebenden Zustand nicht zu beobachten, wird aber sofort beim Absterben der Zelle oder bei Zusatz von destilliertem Wasser oder von verdünnten Säuren infolge eintretender Gerinnung deutlich.

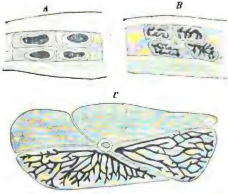


Fig. 8. Nach Paul Mayer aus Korschelt, Fig. 12. A Ein Stück vom 7. Bein einer jungen Phronimella von 5 mm Länge. Vergr. 90. B Ein Stück des 6. Beines einer erwachsenen Phronimella. Vergr. 90. C Eine Zellgruppe der Drüse im 6. Bein von Phronimella. Nur in zwei Zellen ist der Kern eingezeichnet. Vergr. 90.

Bei manchen Zellarten und bei niederen Organismen bietet uns der Kern sehr abweichende Formen dar. Bald bildet er ein Hufeisen (manche Infusorien), bald einen langen, mehr oder minder gewundenen Strang (Vorticellen), bald ist er ein reich verästelter Körper, der die Zelle nach den verschiedensten Richtungen durchsetzt (Fig. 8 B und C). In dieser Form kommt der Kern namentlich in den großen Drüsenzellen vieler Insekten vor (in den Malpighischen Röhren, Spinn- und Speicheldrüsen etc.), ebenso in Drüsenzellen von Phronimella, einer Crustacee. Als eigentümliche Formen seien auch noch erwähnt: 1) die ringförmigen Kerne oder die Lochkerne, welche in den Lymphkörperchen an der Oberfläche der Amphibienleber und in den Epithelzellen der Harnblase des Frosches beobachtet worden sind und uns später noch einmal beschäftigen werden; 2) die polymorphen Kerne, wie sie besonders in den Riesenzellen des Knochenmarkes sich finden. Polymorph heißen sie, weil sie ein amöboides Aussehen darbieten und aus Lappen bestehen, die mit Höckern besetzt sind und häufig untereinander nur durch feine Verbindungsfäden zusammenhängen.

Die Größe, welche ein Kern erreicht, steht in der Regel in einer gewissen Proportion zu der Größe des ihn umhüllenden Protoplasma-

Digitized by Google

körpers. Je größer dieser ist, um so größer ist der Kern. So finden sich in den großen Ganglienzellen der Spinalknoten auffallend große bläschenförmige Kerne. Ganz riesige Dimensionen aber erreichen sie in unreifen Eizellen, und zwar in einem ihrer Größe entsprechenden Maßstabe. Aus unreifen Eiern von Fischen, Amphibien und Reptilien lassen sich infolgedessen die Kerne mit Nadeln leicht herauspräparieren und vollständig isolieren, wobei sie mit unbewaffnetem Auge als kleine Punkte erkennbar sind. Doch sind Ausnahmen von der Regel hervorzuheben. Denn dieselben Eier, welche im unreifen Zustand so ansehnliche Kerne beherbergen, enthalten im reifen und befruchteten Zustand einen so winzigen Kern, daß sein Nachweis mit den allergrößten Schwierigkeiten verbunden ist. Niederste Organismen besitzen, wenn sie von beträchtlicher Größe sind, häufig einen einzigen großen Kern; derselbe erreicht ganz riesige Dimensionen im Binnenbläschen vieler Radiolarien. Gewisse gesetzmäßige Beziehungen, die zwischen der Größe des Kerns und der ganzen Zelle bestehen, hat RICHARD HERTWIG als die „Kernplasmarelation" bezeichnet, über welche in einem besonderen Abschnitt (Kap. X II) noch ausführlicher gesprochen werden wird.

Was die Zahlenverhältnisse endlich betrifft, so ist bei Pflanzen und Tieren das Gewöhnliche, daß in jeder Zelle nur ein Kern vorhanden ist. Einzelne Elementarteile machen davon eine Ausnahme. Leberzellen zeigen häufig zwei Kerne; bis 100 Kerne und mehr sind in den Riesenzellen des Knochenmarks, in den Osteoklasten, in Zellen mancher krankhafter Geschwüste eingeschlossen. Durch Vielkernigkeit zeichnen sich, wie SCHMITZ entdeckt hat, die Zellen vieler Pilze und mancher niederer Pflanzen aus, der Cladophoren (Fig. 9) und Siphoneen (Botrydium, Vaucheria, Caulerpa etc.).

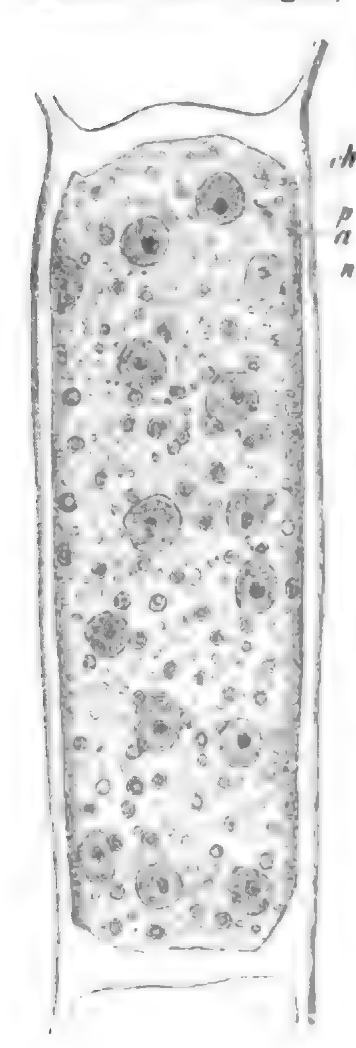


Fig. 9. **Cladophora glomerata.** Eine Zelle des Fadens nach einem Chromsäure-Karmin-Präparat. Nach STRASBURGER, Bot. Praktikum, Fig. 121. *n* Zellkern, *ch* Chromatophoren, *p* Amylumherde, *a* Stärkekörnchen. Vergr. 540.

Vielkernig sind zahlreiche niederste Organismen, wie die Myxomyceten, viele Mono- und Polythalamien, Radiolarien und Infusorien (Opalina ranarum). Die Kerne sind hier häufig so klein und in so großer Anzahl im Protoplasma verteilt, daß ihr Nachweis erst in jüngster Zeit bei Anwendung der vervollkommneten Färbemethoden geglückt ist. (Myxomyceten.)

b) Die Kernsubstanzen.

In stofflicher Hinsicht ist der Zellkern ein ziemlich zusammengesetztes Gebilde. Stets lassen sich in ihm mehrere chemisch und mikroskopisch unterscheidbare Proteinsubstanzen nachweisen. Die wichtigsten unter ihnen sind: 1) das Chromatin, 2) die Nukleolarsubstanz, 3) das Linin oder Plastin.

Digitized by Google

1) Das **Chromatin** ist die für den Kern am meisten charakteristische und gewöhnlich an Masse überwiegende Proteinsubstanz. In frischem Zustand ähnlich wie körnchenfreies Protoplasma aussehend, unterscheidet es sich von ihm in sehr prägnanter Weise durch sein Verhalten bestimmten Farbstoffen gegenüber. Nachdem es durch Reagentien zur Gerinnung gebracht ist, speichert es Farbstoffe aus zweckmäßig hergestellten Lösungen (Lösungen von Karmin, Hämatoxylin, Anilinfarben) in sich auf. Mehr noch als im ruhenden Zustand des Kerns ist dies in den Vorstadien zu seiner Teilung und während der Teilung selbst der Fall. Ob es sich bei der Färbung um chemische oder um physikalische Vorgänge handelt, ist zurzeit noch nicht festgestellt. Zu beachten ist, daß im lebenden Kern, wie die Versuche über vitale Zellfärbungen lehren, die als Chromatin bezeichneten und auch im lebenden Zustand zuweilen unterscheidbaren Körper sich nicht färben lassen. Gerinnung und eine mit der Reagentienbehandlung verbundene Umwandlung des Chromatins muß erst eingetreten sein, wenn die charakteristischen Färbungen gelingen sollen.

Die hochwichtige Tatsache der Kernfärbung, welche in der Entwicklung der histologischen Technik epochemachend ist, haben HARTIG und GERLACH unabhängig voneinander entdeckt. HARTIG bemerkte schon im Jahre 1854, daß in einer ammoniakalischen Karminlösung die Zellkerne rot tingiert werden. 1858 machte GERLACH, als er für mikroskopische Studien die Blutgefäße des Rückenmarks mit einer Karminleimmasse injizierte, die Beobachtung, daß der Farbstoff, wie es ja so leicht geschieht, durch die Gefäßwand in die Umgebung diffundiert war und die Kerne der nächstgelegenen Zellen rot gefärbt hatte. Auf Grund dieser zufälligen, aber in ihrer Bedeutung richtig geschätzten Wahrnehmung bildete er die wichtige histologische Methode aus, Schnitte tierischer Gewebe in Lösungen von Ammoniakkarmin zu färben, den Farbstoff abzuspülen und in den Kernen durch Uebertragung der Schnitte in schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser zu fixieren.

Die Kunst des Färbens oder Tingierens ist jetzt schon so weit vervollkommnet worden, daß es leicht gelingt, das Chromatin des Kerns durch irgendeine Färbung allein scharf hervorzuheben, während der übrige Inhalt des Kerns und des Protoplasma entweder vollständig farblos bleiben oder nur sehr wenig mitgefärbt sind. Auf diese Weise gelingt es, selbst Chromatinteilchen, die nur die Größe etwa eines Bakteriums besitzen, in relativ großen Protoplasmakörpern kenntlich zu machen, wie z. B. die winzigen Köpfe von Samenfäden oder die Chromosomen der Richtungsspindel mitten im Körper großer Eizellen.

In chemischer Hinsicht zeigt das Chromatin, welches für gewöhnlich nur dem Kern zukommt und im Protoplasma vermißt wird, charakteristische Reaktionen, die bei der Konservierung der Kernstrukturen im Auge zu behalten sind. (SCHWARZ III 1887, ZACHARIAS III 1882—1885). Es quillt in destilliertem Wasser, desgleichen auch in sehr verdünnten alkalischen Lösungen, sowie in zwei- und mehrprozentigen Lösungen von Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat und Kalkwasser. Bei Anwendung von 10- bis 20-proz. Lösungen der genannten Salze geht es unter Quellung allmählich ganz in Lösung über. Desgleichen wird es in einem Gemisch von Ferrocyankalium + Essigsäure oder in konzentrierter Salzsäure, oder wenn es der Trypsinverdauung unterworfen wird, vollständig aufgelöst. In Essigsäure in Konzentrationen von 1—50 Proz. wird es ziemlich unverändert zur Fällung gebracht, wobei

Digitized by Google

es sich durch stärkere Lichtbrechung und eigenartigen Glanz vom Protoplasma mitunter sehr scharf abhebt. Das gleiche ist auch der Fall bei Zusatz von 0,1-proz. Salzsäure und nach Einwirkung von Pepsinsalzsäure.

Das Chromatin hat MIESCHER (III 1874) zuerst 1871 aus den Kernen von Eiterkörperchen und aus tierischen Samenfäden, in deren Köpfen es enthalten ist, zu isolieren und rein darzustellen versucht, indem er durch künstliche Verdauung die übrigen Zellbestandteile entfernte. Es wird jetzt in der chemischen Nomenklatur als Nukleoproteid bezeichnet. In seiner Zusammensetzung spielt Phosphorsäure, die wenigstens zu 3 Proz. vertreten ist, eine wichtige Rolle. Manches spricht dafür, wie ALTMANN nachzuweisen versucht hat, daß das Chromatin des Kerns „eine Vereinigung eines eiweißartigen Körpers mit einem organischen, Phosphorsäure enthaltenden Atomkomplex darstellt“ (KOSSEL). Diesen hat man als Nukleinsäure bezeichnet. Für das Lachssperma, welches besonders reich an Nukleinsäure ist, hat MIESCHER die Formel $C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$ berechnet.

„Bei längerer Einwirkung von verdünnten Säuren oder Alkalien, selbst schon beim Aufbewahren im feuchten Zustand, werden die Nukleine zerlegt unter Bildung von Eiweiß und stickstoffreichen Basen; daneben spaltet sich Phosphorsäure ab. Die beiden letzteren Spaltungsprodukte bilden sich auch aus den Nukleinsäuren. Die Basen sind: Adenin, Hypoxanthin, Guanin, Xanthin.“

Nach KOSSEL und LILIENFELD findet bei chemischen Untersuchungen der Zerfall der Nukleoproteide in der Weise statt, daß sie zunächst in Eiweiß (Histon) und Nuklein gespalten werden und daß das Nuklein sich dann auch noch in Eiweiß und Nukleinsäure zerlegen läßt. Hieraus schließt HEIDENHAIN (I 1907, p. 121): 1) „daß in den Kernen nur die Nukleoproteide als natürliche Produkte des Lebens vorkommen, während die Nukleine und Nukleinsäuren auf künstlichem Wege erhaltene Spaltungsprodukte sind; 2) daß alle Nukleoprotoide in letzter Linie Verbindungen von Eiweiß und Nukleinsäure sind; 3) daß die Aufspaltung der Nukleoproteide gewöhnlich stufenweise erfolgt, so daß gewisse Zwischenprodukte, die Nukleine, erhalten werden.“ In verschiedenen Arten von Zellkernen scheint die Nukleinsäure mit größeren oder geringeren Mengen von Albuminen chemisch gebunden zu sein. Durch diese Annahme sucht man auch die abweichenden Resultate der Analysen von Nukleinproteiden, die aus verschiedenem Material gewonnen wurden, zu erklären. Besonders reich an Nukleinsäure erweisen sich die Kerne der männlichen Geschlechtszellen (Lachsmilch, Heringsmilch etc.) So hat MIESCHER in 100 Teilen von Spermatozoen des Lachses gefunden: Nukleinsäure 48,68, Protamin 26,76, Eiweißstoffe 10,32, Lecithin 7,47, Cholestearin 2,24, Fett 4,53.

In allen Nukleoproteiden kommt ferner auch noch organisch gebundenes Eisen vor, welches sich durch die Berlinerblaureaktion mikroskopisch nachweisen läßt (MACALLUM).

In biologischer Hinsicht muß endlich zum Schluß dieses chemischen Abschnittes mit allem Nachdruck hervorgehoben werden, daß die Nukleoproteide, wie überhaupt alle bei chemischer Analyse der Zelle gewonnenen Stoffe nicht als solche im lebenden Kern auch wirklich vorkommen, sondern nur chemische Produkte sind, die sich durch Zersetzung der lebenden Substanz bei Behandlung mit bestimmten Reagentien gewinnen lassen. Wie ich schon früher das Wort Protoplasma als einen biologischen Begriff bezeichnete, so macht HEIDENHAIN dasselbe mit Recht

Digitized by Google

auch für das Wort „Chromatin" geltend und sieht in ihm gewissermaßen „nur ein Symbol für gewisse Teile des lebendigen Kernplasma".

Im Kernraum tritt uns das Chromatin (Fig. 10, 11 A) bald in Form isolierter, kleiner und größerer Körner und unregelmäßig begrenzter Klümpchen, bald als feines Netzwerk (Fig. 10 B, C) bald in vereinzelten

Fig. 10. A Ruhender Kern einer Ursamenzelle von Ascaris megalocephala bivalens. B Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachstumszone von Ascaris megalocephala bivalens. C Ruhender Kern einer Samenmutterzelle aus der Wachstumszone von Ascaris megalocephala bivalens. D Bläschenförmiger Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens am Anfang der Teilzone in Vorbereitung zur Teilung.

Fäden (D) entgegen. Nach der Ansicht von HEIDENHAIN (I 1907, p. 153) lassen sich diese Körner Klümpchen und Fäden in kleinste, gleich große Chromatinkügelchen zerlegen, die er mit einem von EISEN eingeführten Ausdruck **„Chromiolen"** nennt. Die „Chromiolen" sollen selbsttätig wachsen und sich durch Teilung vermehren, auf welche Eigenschaft wir später noch öfters genauer eingehen werden. Nach den Erfahrungen von HEIDENHAIN sind sie „drehrund und haben etwa die Größe eines mittleren Zentralkörpers (ca. 0,3 bis 0,4). Sie sind in dem Strangwerk des Kerns frei suspendiert, so daß sie sich nicht berühren; dickere

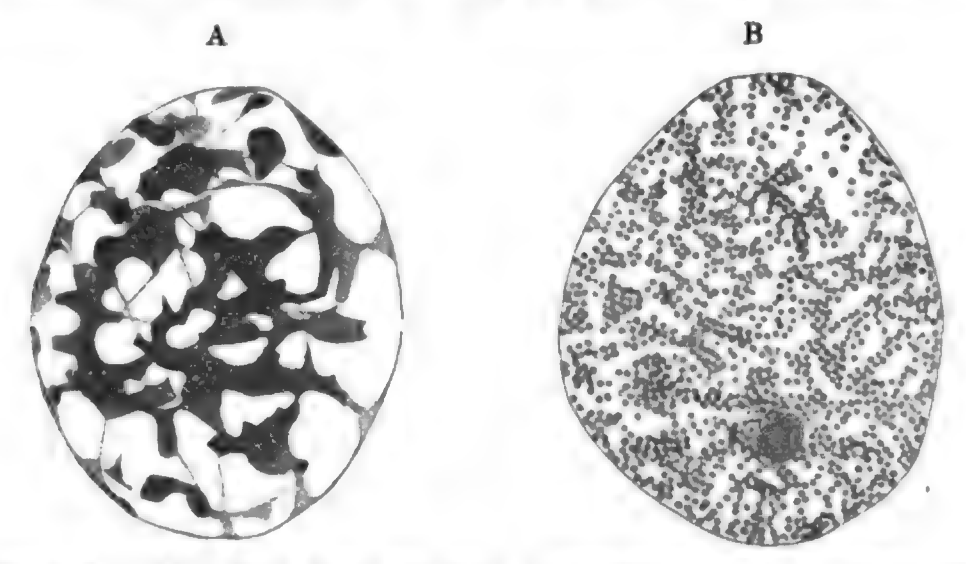


Fig. 11 A und B. Zwei Kerne aus dem Darmepithel des Salamanders. Sublimat. Vergr. 2300. Nach HEIDENHAIN. A Färbung mit Eisenhämatoxylin; B mit Vanadiumhämatoxylin. Chromiolen des Kerns, gezeichnet bei feststehender Einstellungsebene.

Chromatinbalken enthalten davon mehrere auf dem Querschnitt, während sie in den feineren Fädchen monoserial liegen. Gröbere Chromatinklumpen gewinnen bei guter Darstellung der Chromiolen leicht ein traubiges Aussehen; breite Chromatinbalken geben einen Anblick wie Stränge von Schneckenlaich. Zur Darstellung der Chromiolen empfiehlt HEIDENHAIN die Färbung mit Vanadiumhämatoxylin. Um eine An-

Digitized by Google

schauung der Sache zu gewähren, hat er zwei Abbildungen von Zellenkernen des Salamanderdarms (Fig. 11) zum Vergleich nebeneinander gestellt. Sie sind nach Schnitten gezeichnet, die von demselben Paraffinblock stammen. Fig. 11A ist ein in gewöhnlicher Weise mit Eisenhämatoxylin gefärbter Kern, welcher das bekannte Bild sehr grober, basichromatischer Balken zeigt. Fig. 11B gibt eine Vanadiumhämatoxylinfärbung desselben Objektes mit vollständiger Darstellung der Chromiolen wieder. Unter ihnen unterscheidet HEIDENHAIN zweierlei Art, auf welche ich hier nicht weiter eingehe, Basi- und Oxychromiolen. (Siehe HEIDENHAIN, I 1907, p. 153.)

2) Die **Nukleolarsubstanz**, von deren Bedeutung für die Lebensprozesse des Kerns wir viel weniger als vom Chromatin wissen, kommt in der Form kleiner Kügelchen vor, die als echte Nukleolen oder Kernkörperchen (Plasmosomen), beschrieben werden (Fig. 10 und 12).

Allen Mitteln, in welchen die Chromatinsubstanzen quellen, in destilliertem Wasser, in sehr dünnen alkalischen Lösungen, in Lösungen von Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat, Kalkwasser, leisten die Kernkörperchen Widerstand und sind jetzt in dem Kernraum, der nach Schwund des Kerngerüsts ein homogenes Aussehen gewonnen hat, oft mit großer Deutlichkeit, stets besser als im lebenden Kern, zu erkennen. Hieraus erklärt es sich, daß bereits den älteren Histologen, SCHLEIDEN und SCHWANN, die gewöhnlich die Gewebe nach Zusatz von Wasser untersuchten, die Kernkörperchen wohl bekannt waren. Ein sehr brauchbares Mittel, um sie sichtbar zu machen, ist auch die Osmiumsäure, durch welche sie besonders stark lichtbrechend werden, während die Chromatinstrukturen verblassen. Bei Einwirkung von 1—50-proz. Essigsäure verhalten sich Nukleolen und Chromatin gerade entgegengesetzt. Während dieses zur Gerinnung gebracht wird und einen starken Glanz erhält, quellen jene mehr oder minder bedeutend auf und können ganz durchsichtig werden, ohne indessen in Lösung überzugehen; denn beim Auswaschen der Essigsäure werden sie wieder unter Schrumpfungserscheinungen besser sichtbar. Hervorzuheben ist ferner im Gegensatz zum Chromatin die Unlöslichgeit der Nukleolarsubstanz in 20-proz. Kochsalz, in gesättigten Lösungen von schwefelsaurer Magnesia, 1-proz. und 5-proz. Monokaliumphosphat, Ferrocyankalium + Essigsäure, schwefelsaurem Kupfer; endlich ist sie in Trypsin nur sehr schwer zur Lösung zu bringen.

Auch bei Behandlung mit Farbstoffen zeigt sich zwischen beiden, Chromatin und Nukleolen, ein gewisses gegensätzliches Verhalten. Wie ZACHARIAS bemerkt und ich aus eigener Erfahrung im allgemeinen bestätigen kann, färben sich Chromatinkörper besonders scharf und intensiv in angesäuerten Farblösungen (Essigkarmin, Methylessigsäure), während die Nukleolen fast farblos bleiben. Umgekehrt tingieren sich letztere besser in ammoniakalischen Farbstofflösungen, wie in Ammoniakkarmin etc. Manche Farbstoffe haben entweder zum Chromatin oder zur Nukleolarsubstanz eine größere Verwandtschaft. Nach dem Vorschlag von EHRLICH hat man zweckmäßigerweise die Anilinfarben auf Grund ihrer chemischen Eigenschaften in die beiden Gruppen der basischen und der sauren Farben geteilt. B a s i s c h sind Methylgrün, Bismarckbraun, Methylenblau, s a u e r sind S-fuchsin, Eosin, Orange. Zu den basischen Anilinfarben, namentlich zum Methylgrün, zeigt das Chromatin eine besondere Affinität, zu den saueren die Substanz der Nukleolen, ebenso auch das Protoplasma. Dasselbe gegensätzliche Verhalten kann man bei

Digitized by Google

Herstellung chemischer Präparate von Nukleinsäure und Albumin bei Färbeversuchen (LILIENFELD) konstatieren. Daher hat man auch die basischen Anilinfarben als spezifische Kernfärbemittel, die saueren als Protoplasmafarbstoffe in der histologischen Technik bezeichnet. Im übrigen soll nicht unterlassen werden, hervorzuheben, daß zur Erzielung des gewünschten färberischen Resultates die Art der Vorbehandlung des Präparates mit konservierenden Reagentien von wesentlicher Bedeutung ist. Durch besondere Methoden der Vorbehandlung (wie Tannin etc.) kann man es zum Beispiel erreichen, daß die Färbungen von Kern und Protoplasma geradezu umgekehrt ausfallen, daß das Chromatin die sauren und das Protoplasma die basischen Anilinfarben aufnimmt. (Inversion der Färbung, RAWITZ.)

Bei gleichzeitiger Anwendung von zwei und mehr Farbstoffen von verschiedenem färberischen Vermögen lassen sich Doppel- und Mehrfachfärbungen erzielen der Art, daß die Chromatinkörper in einer anderen Farbe erscheinen, wie das Protoplasma und die oxyphilen Nukleolen (Fig. 13). Hierfür geeignete Zusammenstellungen sind Fuchsin und Solidgrün, Hämatoxylin und Eosin etc., BIONDIsches Gemisch.

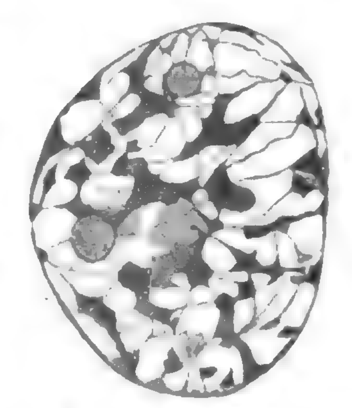


Fig. 12. **Kern einer Darmepithelzelle von Salamandra.** Sublimat, Eisenhämatoxylin. Vergröß. 2300. Zwei Nukleolen, hell gefärbt und von dunkler chromatischer Schale umgeben. Aus M. HEIDENHAIN.

Die Nukleolen sind bald in den Maschen des Kerngerüstes, bald in gröberen Chromatinbalken eingeschlossen (Fig. 12). Ihre Zahl ist großen Schwankungen unterworfen und beträgt in gewöhnlichen Gewebezellen 1—5, kann aber in manchen Zellenarten, wie im Keimbläschen der Eier oder in größeren Drüsenzellen auf mehrere Hundert und selbst bis 1000 anwachsen. Einige weitere Angaben über die Natur und Besonderheiten der Nukleolen folgen noch in dem nächsten Abschnitt, der über einzelne Kernstrukturen handelt, und in dem Kapitel über die Karyokinese.

3) Eine dritte sehr wichtige Substanz des Kerns ist von den Botanikern als **Linin** bezeichnet worden. Sie bildet bald feinere, bald dickere Fäden, welche in vielen Fällen in dem Kernraum zu einem Netz- oder Gerüstwerk zusammentreten. Sie läßt sich nicht in den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln tingieren und ist hierdurch sowie auch in ihren chemischen Reaktionen deutlich vom Chromatin unterschieden, das sich dem Liningerüst meist in Form von Körnchen und Brocken auflagert (Fig. 10 A und C). Das Linin gleicht in vielen Beziehungen nach Aussehen und Eigenschaften dem Protoplasma und scheint, wie dieses, auch Kontraktilität zu besitzen. Mit Recht wird es daher von HEIDENHAIN (I 1907, p. 165) als die formgebende, sich gestaltende Substanz der Kernstruktur angesehen und für die Veränderungen in der Form der Gerüste und namentlich für die später zu besprechenden Substanzumlagerungen während der Karyokinese, z. B. auch für die Verkürzung der Chromosomen, die eine Grundlage von Linin besitzen, verantwortlich gemacht.

Außer den drei eben besprochenen wichtigen Bestandteilen des Kerns, dem Chromatin, der Nukleolarsubstanz und dem Linin kommen noch einige andere von geringerer Bedeutung vor, wie der Kernsaft und Stoffe, die in ihm gelöst sind, und die Kernmembran.

Digitized by Google

4) Der **Kernsaft** ist bald nur spärlich, bald reichlicher vorhanden: er füllt die Lücken zwischen den aus Chromatin und Linin bestehenden Strukturen aus. Er läßt sich dem Zellsaft vergleichen, der in einem vakuoligen Protoplasma enthalten ist, und spielt wohl dieselbe Rolle für die Ernährung der Kernsubstanzen, wie der Zellsaft für die Ernährung des Protoplasma. Bei Einwirkung von manchen Reagentien, wie von absolutem Alkohol, Sublimat, Osmiumsäure, Chromsäure etc., treten im Kernsaft feinkörnige Niederschläge auf, welche Kunstprodukte und nicht mit normalen Strukturen zu verwechseln sind. Es müssen daher in ihm verschiedenartige Stoffe, besonders Albuminate, gelöst sein, welche sich nach ihrer Fällung in saueren Anilinfarben tingieren lassen.

5) Durch eine besondere **Membran** endlich wird der Kernraum gegen das Protoplasma, wie dieses durch die Zellhaut nach außen abgegrenzt. Das Vorhandensein einer Kernmembran ist in vielen Fällen ebenso schwer festzustellen, wie der Streit zu entscheiden ist, ob manche Zellen von einer Membran umhüllt sind oder nicht. Am leichtesten ist die Membran an den großen Keimbläschen vieler Eier, wie z. B. von Amphibien, nachzuweisen, wo sie zugleich eine nicht unbeträchtliche Festigkeit besitzt. Infolgedessen gelingt es leicht, aus unreifen Eiern das Keimbläschen vollständig unversehrt mit der Nadel zu isolieren. Man kann dann mit der Nadel auch die Kernmembran zerreißen und den von ihr eingeschlossenen Inhalt zum Ausfließen und zur Verteilung in der Untersuchungsflüssigkeit bringen. Ebenso sicher scheint aber in anderen Fällen eine eigene Kernmembran zu fehlen, so daß Kernsubstanz und Protoplasma unmittelbar aneinander grenzen. So wurde sie z. B. von FLEMMING (III 1882) in den Blutzellen von Amphibien und ebenso von mir in den Kernen von Samenmutterzellen der Nematoden auf einem bestimmten Stadium (Fig. 10 B) vermißt.

Fig. 13. **Wanderzelle von Salamandra.** Sublimat. EHRLICH-BIONDIsche Lösung. Vergr. 2300. Das basophile Chromatin ist grün, die oxyphilen Nukleolen sind rot gefärbt.

Wie für den Protoplasmakörper, hat ALTMANN auch für den Kern eine Zusammensetzung aus Granula mittelst einer eigenartigen Färbung durch Cyanin nachzuweisen versucht. Es ist ihm hierdurch gelungen, die durch Niederschlag als Kunstprodukte entstandenen Körnchen des Saftes, welcher die Lücken im Kernnetz ausfüllt, intensiv zu färben und so Granula darzustellen, während das Kernnetz ungefärbt bleibt und als Intergranularsubstanz bezeichnet wird. ALTMANN hat auf diese Weise den negativen Abdruck von der Kernstruktur erhalten, wie sie sich bei Anwendung der gebräuchlichen Kernfarbstoffe durch Färbung des Kernnetzes ausprägt.

c) Die Kernstruktur. Beispiele für ihre verschiedene Beschaffenheit.

Die oben aufgeführten Substanzen, das Chromatin, Linin und die Nukleolen erscheinen in den Kernen der verschiedensten pflanzlichen und

Digitized by Google

tierischen Zellen unter sehr mannigfachen Formzuständen; namentlich gilt dies von dem Chromatin, das man bald in feinen Körnchen, bald in Fäden, bald in größeren klumpigen Körpern, bald als ein Gerüst, bald als Wabenwerk im Kernraum verbreitet sieht. Dabei kann in verschiedenen Lebensphasen einer Zelle die eine Struktur in die andere übergehen.

Die Kerne von Epithel-, Drüsen und Bindegewebszellen, von quergestreiften Muskelfasern, Ganglienzellen und Eiern sind an ihren besonderen Merkmalen für den geübten Mikroskopiker leicht voneinander unterscheidbar. Bei einer Definition des Kerns ist daher von der wechselnden Form ganz abzusehen, und es ist der Schwerpunkt, wie bei der Definition der Zelle in das Protoplasma, so bei dem Kern in die in ihm enthaltene wirksame Substanz zu legen. „Der Kern ist ein vom Protoplasma unterschiedenes und in gewissem Grade abgesondertes Quantum eigentümlicher Kernsubstanzen.“

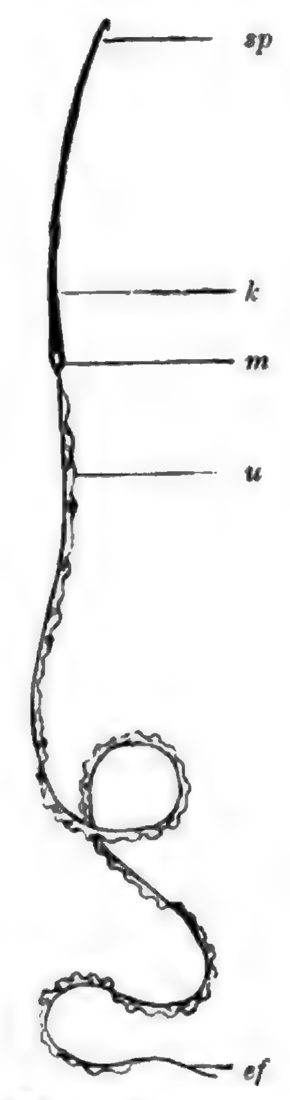


Fig. 14. **Samenfaden von Salamandra maculata.** *k* Kopf. *m* Mittelstück. *ef* Endfaden. *sp* Spitze. *u* undulierende Membran.

Eine Auswahl einiger prägnanter Beispiele von Kernstrukturen wird uns eine Vorstellung von der hier herrschenden Mannigfaltigkeit geben:

Unstreitig die einfachste Struktur bei äußerlicher Betrachtung — indem wir jetzt noch von den später zu erörternden molekularen Verhältnissen (Kap. III[V] p. 55) absehen — zeigen uns die Kerne der reifen Samenzellen, der Spermien. Wenn diese, wie gewöhnlich, eine fadenförmige Gestalt, welche zum Einbohren in die Eizelle am geeignetesten ist, angenommen haben, bilden ihre Kerne das vorderste Ende oder den Kopf des Fadens. Bei Salamandra maculata hat der Kopf die Form eines in eine scharfe Spitze auslaufenden Spießes (Fig. 14 *k*); er besteht aus dichtem Chromatin, das vielleicht noch mit Linin vermischt ist und auch bei stärkster Vergrößerung einen homogenen Eindruck macht. Auch in Samenelementen, welche die Form einer Zelle beibehalten haben, erscheint der Kern als ein kompakter, kugeliger Chromatinkörper; so bei Ascaris megalocephala (Fig. 15), dessen Samenelemente im unreifen Zustande die Form einer ziemlich großen, runden Zelle haben und später bei vollständiger Reife die Form eines Kegels annehmen.

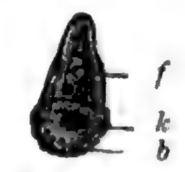


Fig. 15. **Samenkörper von Ascaris megalocephala.** Nach VAN BENEDEN. Aus O. HERTWIG, Entwgesch. *k* Kern. *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. *f* fettglänzende Substanz.

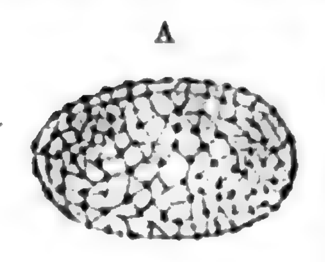
Der einfache Zustand, in welchem uns die Kerne der Samenzellen, gewissermaßen nur aus aktiver Kernsubstanz zusammengesetzt, entgegentreten, muß den naturgemäßen Ausgangspunkt für eine richtige Beurteilung der übrigen Formen abgeben. Es lassen sich dann nämlich die verschiedenen Strukturen, die man bei pflanzlichen und tierischen Kernen wahrnimmt, hauptsächlich auf das eine

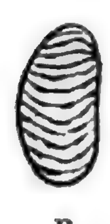
Digitized by Google

Moment zurückführen, daß die aktive Kernsubstanz eine große Neigung hat, Flüssigkeit und in dieser gelöste Stoffe in sich aufzunehmen und in Lücken abzuscheiden, meist in solchem Maße, daß der ganze Kern das Aussehen eines in dem Protoplasma eingeschlossenen Bläschens gewinnt. Es tritt also hier im wesentlichen ein ähnlicher Vorgang ein, wie beim Protoplasma, in welchem sich Zellsaft in Vakuolen oder großen Safträumen ansammelt. In beiden Fällen werden wohl die Vorgänge die gleiche Bedeutung haben; sie werden in Beziehung zum Stoffwechsel der Zelle und des Kernes stehen. In dem Saft sind Proteinstoffe in Lösung enthalten, welche mit den aktiven Substanzen infolge ihrer größeren Oberflächenentwicklung in leichteren Austausch treten.

Der Vorgang der Saftaufnahme läßt sich direkt beobachten, wenn nach der Befruchtung der Samenkern in der Eizelle in Funktion tritt. In manchen Fällen beginnt er dann allmählich auf das 10—20-fache seiner ursprünglichen Größe anzuschwellen, und zwar nicht durch Vermehrung seiner aktiven Substanz, deren Quantum genau das gleiche bleibt, sondern einzig und allein durch Aufnahme von flüssigen, gelösten Stoffen aus dem Ei. In dem zu einem Bläschen umgebildeten Samenkern ist das Chromatin in feinen Fäden zu einem Netz ausgebreitet; ferner sind auch ein bis zwei Nukleolen anzutreffen. Ein ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei jeder Kernteilung während der Rekonstruktion der Tochterkerne.

A





B

Fig. 16. **Ein sehr deutlicher feinwabiger Kern von Ceratium Tripos.** Nach Bütschli Taf. 26, Fig. 14. A In der Ventralansicht des Ceratiums. B In seitlicher Ansicht. Beide Abbildungen geben nur optische Durchschnitte.

Je nachdem nun der Kern eine geringere oder größere Menge von Kernsaft aufgenommen hat, ordnen sich seine organisierten, als Linin und Chromatin chemisch näher charakterisierten Substanzen bald zu einem feineren, bald gröberen Gerüstwerk an, von welchem die Fig. 16—19 Beispiele geben.

Fig. 16 zeigt uns den Kern einer Cilioflagellate. Er besteht in ähnlicher Weise wie der Hauptkern der Infusorien aus einem sehr engmaschigen Chromatingerüst. Bütschli (III 1885) nennt seine Struktur eine feinwabige; er läßt den Kern zusammengesetzt sein aus langgestreckten, drei- bis mehrseitigen Waben, deren sehr feine Scheidewände aus Chromatin bestehen und den nur wenig färbbaren Kernsaft umschließen. Nach der Oberfläche zu sind die Waben gegen das Protoplasma ebenfalls durch eine feine Schicht abgeschlossen, während eine besondere Kernmembran fehlt. Die Kanten, in denen die Wabenwände zusammenstoßen, sind säulenartig verdickt. Je nach der Seite, von der man den Kern erblickt, fällt infolge der gestreckten Form der parallel gestellten Waben das Bild verschieden aus, wie durch Betrachtung der Fig. 16 A und B leicht zu verstehen ist. Ein bis zwei Nukleolen sind in den Lücken nachzuweisen.

Fig. 17 und 12 stellen die Kerngerüste von einer Bindegewebszelle einer Salamanderlarve und einer Epithelzelle vom Darm

Digitized by Google

des ausgewachsenen Tieres dar. Sie werden von einem ziemlich engen Netzwerk feinster Lininfäden gebildet, welchem zahlreiche Chromatinkörnchen aufgelagert sind. Unter ihnen treten hie und da einige dickere Anschwellungen auf, welche den Farbstoff besonders zäh festhalten; sie pflegen namentlich an solchen Stellen vorzukommen, wo mehrere Balken zusammenstoßen. Es sind dichtere Ansammlungen von Chromatin; sie können in ihrem Aeußeren den Nukleolen sehr ähnlich sehen und sind daher, um sie von diesen zu unterscheiden, von Flemming als Netzknoten beschrieben worden.

Die Kerne der verschiedenen tierischen Gewebe haben bald ein feineres, bald ein gröberes Gerüst. Im zweiten Fall kann es zuweilen nur aus wenigen Strängen bestehen, so daß es „den Namen Gerüst oder Netz kaum verdient". Im allgemeinen haben, wie Flemming bemerkt, die Kerne junger, embryonaler und wachsender Gewebe dichtere Netze, als solche im gleichen erwachsenen Gewebe.

Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19.

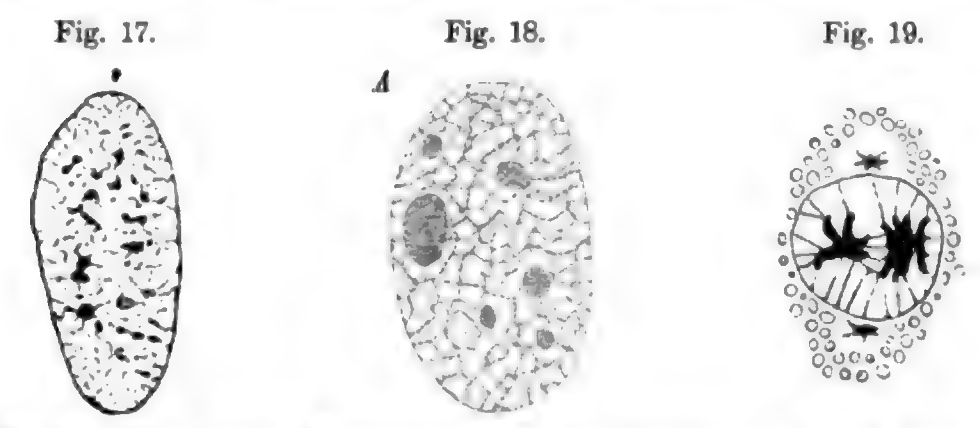


Fig. 17. **Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen.** Nach Flemming Fig. 4.

Fig. 18. **Fritillaria imperialis. Ein ruhender Zellkern.** Nach Strasburger.

Fig. 19. **In Vorbereitung zur Teilung befindlicher Kern von Ascaris megaloc. bivalens mit 8 in 2 Gruppen angeordneten Kernsegmenten und den 2 Centrosomen.** Nach Hertwig III 1890, Taf. II, Fig. 18.

Meistenteils ist das Kerngerüst aus zwei verschiedenen Substanzen, aus Linin und aus Chromatin, aufgebaut, von denen bei den gewöhnlichen Kerntinktionen nur das Chromatin den Farbstoff aufnimmt und festhält. Beide Substanzen sind gewöhnlich so angeordnet, daß das Chromatin in gröberen und feineren Körnchen dem sich nicht färbenden Liningerüst gleichmäßig auf- und eingelagert ist. In sehr feinmaschigen Gerüsten, wie Fig. 17 ein solches darstellt, kann die Unterscheidung beider Substanzen sehr schwierig, ja sogar unmöglich werden. Leichter gelingt sie bei dem größeren Netzwerk der Fig. 18, welche einen ruhenden Zellkern aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes von Fritillaria imperialis wiedergibt. Nach der Beschreibung von Strasburger sind die feinen Gerüstfäden im allgemeinen nicht färbbar; sie bestehen also aus Linin. Ihnen sind kleinere und größere, sich färbende Chromatinkörner aufgelagert. Im Gerüst sieht man außerdem eine Anzahl größerer und kleinerer Nukleolen.

Von der Existenz eines besonderen Liningerüstes kann man sich sehr leicht durch das Studium der Kerne von Samenmutterzellen des Pferdespulwurmes (Fig. 19) überzeugen. In dem

Digitized by Google

Vorstadium zur Teilung ist hier alles Chromatin in acht hakenförmig gekrümmten Stäbchen (Chromosomen) enthalten, die in zwei Bündeln zusammen liegen. Sie werden im Kernraum gewissermaßen in der Schwebe erhalten, indem sich farblose Lininfäden sowohl zwischen ihnen ausspannen, als auch von ihnen sich zur Kernmembran begeben. Daß die Fäden keine durch Reagentien im Kernsaft hervorgerufene Gerinnsel sind, läßt sich aus ihrer überaus regelmäßigen Anordnung erschließen. Ebenso lehrt ihre chemische Reaktion und ihr Verhalten beim Teilungsprozeß, daß sie vom Chromatin etwas wesentlich Verschiedenes sind.

Nicht immer ist übrigens das Chromatin in einem Gerüst ausgebreitet. So ist z. B. in den großen, bläschenförmigen Kernen von Chironomuslarven (Fig. 20), wie BALBIANI (III 1881) gefunden hat, ein einziger dicker Kernfaden eingeschlossen; derselbe ist in verschiedenen Windungen zusammengelegt und läßt im gefärbten Präparate eine regelmäßige Aufeinanderfolge tingierter und nicht tingierter Scheiben erkennen, was STRASBURGER (III 1887) auch von einigen Pflanzen berichtet. Die beiden Enden des Fadens grenzen an zwei Nukleolen an. Aehnlich geartete Kerne mit einem gewundenen Nukleinfaden, Spiremkerne, wie sie WILSON wegen ihrer Aehnlichkeit mit dem Spiremstadium der Karyokinese genannt hat, sind auch noch an einigen anderen Objekten aus der Klasse der Arthropoden von CARNOY, HENNEGUY, GEHUCHTEN beobachtet worden.

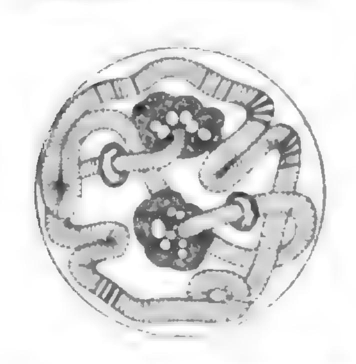


Fig. 20. **Struktur des Kerns einer Zelle aus einer Speicheldrüse von Chironomus.** Nach BALBIANI. Zoolog. Anzeiger 1881, Fig. 2.

In anderen Fällen wieder ist die Hauptmasse des Chromatins zu einem größeren, kugeligen Körper konzentriert, der wie ein Nucleolus aussieht, sich aber substanziell von den oben beschriebenen echten Nukleolen oder Plasmosomen (s. p. 34) unterscheidet. Um Verwechslungen vorzubeugen, empfiehlt es sich, solche Gebilde als Chromatinkörper zu bezeichnen. Sie entsprechen den Nucléoles noyaux in den Schriften von CARNOY und seinen Schülern. Als Beispiel hierfür sei der Kern von Spirogyra aufgeführt, mit welchem die Kerne vieler niedriger Organismen im Bau übereinstimmen. Er stellt ein Bläschen dar, das sich vom Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt und ein feines Kerngerüst enthält. Da dieses den Farbstoff bei Tinktionen nicht festhält, besteht es wohl vorwiegend aus Linin, dem nur wenige Nukleinkörnchen aufgelagert sind. Im Gerüst liegt ein großer Chromatinkörper, der zuweilen auch in zwei kleinere zerlegt ist. Daß er hauptsächlich aus Chromatin besteht, geht aus der Art seiner Färbung, vor allen Dingen aber daraus hervor, daß seine Substanz bei der Kernteilung in Körnchen zerfällt und die Chromosomen liefert. Mit ihm ist noch eine zweite, nicht färbbare Substanz verbunden, welche R. HERTWIG für Actinosphaerium nachgewiesen, Plastin genannt und der Grundsubstanz echter Nukleolen für gleichwertig erachtet hat. Aehnliche, kugelige, große Chromatinkörper, in denen alle färbbare Kernsubstanz konzentriert ist, kommen auch bei mehreren Arten niederer, einzelliger Organismen vor, bei Gregarinen, bei Actinosphaerium, Arcella, Flagellaten etc.

Die Struktur des ruhenden Kerns kann im Leben einer Zelle sehr tiefgreifende Veränderungen erfahren, die sich oft in einer streng gesetzmäßigen Weise und im Zusammenhang mit bestimmten Phasen der

Digitized by Google

Zellentätigkeit einzustellen scheinen. Am leichtesten läßt sich diese Tatsache beim Studium der Entwicklung der Geschlechtszellen nachweisen. Es liegt hier ein Gebiet vor, auf welchem bei sorgfältiger und zielbewußter Durcharbeitung geeigneter Objekte noch eine reiche Ausbeute wichtiger Befunde und ein tieferer Einblick in die Funktion der einzelnen Kernsubstanzen zu erwarten ist.

Um die Formwandlungen an den Kernen der Samenmutterzellen zu verfolgen, ist als Untersuchungsobjekt die Hodenröhre von Ascaris megalocephala zu empfehlen. Fig. 10 A—D zeigt uns die Kernstruktur in vier aufeinanderfolgenden Zeiten. In der Ursamenzelle (A) (Spermatogonie) enthält der Kern ein weitmaschiges Gerüst von Lininfäden mit gleichmäßig verteilten feinen Chromatinkörnchen und einem einzigen runden Nucleolus. Die jüngsten Samenmutterzellen (B) (Spermatocyten) haben membranlose Kerne mit einem dichten Chromatingerüst und einem ganz oberflächlich gelegenen, zur Scheibe abgeplatteten Nucleolus. Bei etwas älteren Zellen (C) ist daraus ein größerer bläschenförmiger Kern mit deutlich ausgeprägter Membran hervorgegangen. Im Saftraum spannen sich einzelne Lininfäden aus. Das Chromatin ist in einem oder in zwei unregelmäßigen, aus Fädchen und Körnchen zusammengesetzten Klumpen und in einzelnen, davon ausgehenden Körnchenreihen angehäuft, zwischen denen ein mehr oder minder kugeliger Nucleolus liegt. Aus diesem Zustand geht dann geraume Zeit vor der Teilung wieder das Chromatin in eine ausgesprochen fadige Anordnung über (D). (Umbildung in Chromosomen.) In dem Lückenwerk des Gerüstes findet sich stets ein Nucleolus.

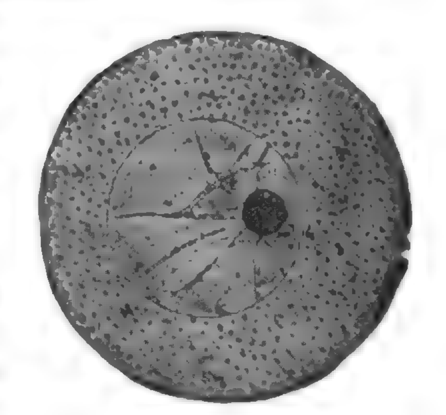


Fig. 21. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms. Das große Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck.** O. Hertwig, Entwicklungsgesch., Fig. 1.

Eine noch größere Mannigfaltigkeit herrscht bei den Keimbläschen der Eier sowohl von verschiedenen Tieren, als auch von ein und demselben Tier im Verlaufe der Oogenese. Hervorgerufen wird sie namentlich durch die sehr wechselnde Form und Zahl der Nukleolen, die hier auch den Namen der Keimflecke oder Maculae germinativae führen. Nur einen oder ein paar Keimflecke haben die Keimbläschen der Cölenteraten, Echinodermen, Würmer, Mollusken, vieler Arthropoden, Säugetiere etc. Im Echinodermenei (Fig. 21) z. B. liegt in einem groben Gerüst von Lininfäden nur ein großer glänzender, kugeliger Kernkörper. Bei Säugetieren und anderen findet sich neben ihm noch eine geringere Anzahl kleinerer Kügelchen, die gewöhnlich als Nebennukleolen aufgeführt werden.

In den Riesenkeimbläschen, durch welche sich die großen, dotterreichen Eier der Fische, Amphibien und Reptilien auszeichnen, nimmt die Zahl der Keimflecke während des Wachstums der Zelle außerordentlich zu und kann sich schließlich auf viele Hunderte belaufen. Auch ihre Lage verändert sich im Laufe der Entwicklung, wie es scheint nach einer bestimmten Regel. Während in jüngeren Eiern fast alle Keimflecke an der Oberfläche des Keimbläschens zu finden sind und seiner Membran in gleichmäßigen Abständen verteilt anliegen, wandern sie später zum größten Teil ins Innere und häufen sich hier an einer bestimmten Stelle entweder in einem größeren Haufen oder in einem Ringe an.

Digitized by Google

Ueber den streng gesetzmäßigen Wechsel der Kernstruktur zu verschiedenen Zeiten der Eientwicklung haben uns BORN, CARNOY, LEBRUN u. a. bei Amphibien, KASTSCHENKO und RÜCKERT bei Selachiern Mitteilungen gemacht, die allerdings in wichtigen Punkten noch voneinander abweichen. Einige Stadien aus der Umwandlung des Keimbläschens eines Tritoneies geben uns die Figuren 22–27. Die kleinsten Keim-

Fig. 22.

Fig. 26. Fig. 25.

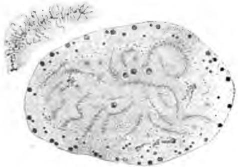


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 27.

Fig. 22–24. **Umwandlung des Keimbläschens des Tritoneies.** Nach CARNOY und LEBRUN. Fig. 22 Eigröße 0,07 mm; Fig. 23 Eigröße 0,09 mm; Fig. 24 Eigröße 0,11 mm. Vergr. 600.

Fig. 25. **Keimbläschen eines 0,8 mm großen Eies. Nucleoli wandern in das Zentrum.** Vergr. 180. Nach CARNOY und LEBRUN. Von den jetzt deutlich darstellbaren chromatischen Fäden ist ein Stück, welches einer Flaschenbürste vergleichbar ist, daneben in Fig. 26 stärker vergrößert.

Fig. 27. **Keimbläschen eines 1,0 mm großen Eies. Ansammlung der Nucleoli im Innern des Keimbläschens in einem Haufen.** Nach CARNOY und LEBRUN.

bläschen (Fig. 22) zeigen ein enges Chromatingerüst mit wenigen Keimflecken. Im nächsten Stadium (Fig. 23) sind die Keimflecke an Zahl vermehrt und meistens der Kernmembran dicht angelagert; im Kernsaft sind zahlreiche gewundene Chromatinstränge anzutreffen. Diese werden an etwas älteren Eiern (Fig. 24) nach den Angaben von CARNOY aufgelöst, während sie nach BORN nur undeutlich und nicht mehr färbbar

Digitized by Google

werden sollen. Nur die peripher gelegenen und an Zahl sehr vermehrten Nukleolen bilden nach CARNOY die einzigen geformten Bestandteile des Keimbläschens. Auf einem späteren Stadium (Fig. 25) ist ein Teil der noch zahlreicher gewordenen Nukleolen von der Peripherie in das Innere des Keimbläschens eingewandert; auch sind jetzt wieder viele Chromatinstränge nachweisbar, die aus einem feinen, in viele Windungen gelegten Faden bestehen und wegen ihres Aussehens einer Flaschenbürste verglichen worden sind (Fig. 26). Während BORN eine Identität dieser Stränge (Chromosomen) mit den auf früheren Stadien beobachteten annimmt, lassen sie CARNOY und LEBRUN aus dem Zerfall der nach innen wandernden Nukleolen neu entstehen. Diese sind nach Ansicht der belgischen Forscher chromatinhaltig, ja sie sollen alles Chromatin vorübergehend in sich aufnehmen während des Stadiums, auf welchem die Stränge im Keimbläschen geschwunden sind.

Wenn endlich zur Zeit der Eireife das Keimbläschen nach dem animalen Pol zu hinaufsteigt, haben fast alle Keimflecke, deren Zahl auf mehrere Hundert gestiegen ist, sich von der Kernmembran zurückgezogen (Fig. 27) und zu einem mehr oder minder zentral gelegenen Haufen vereint.

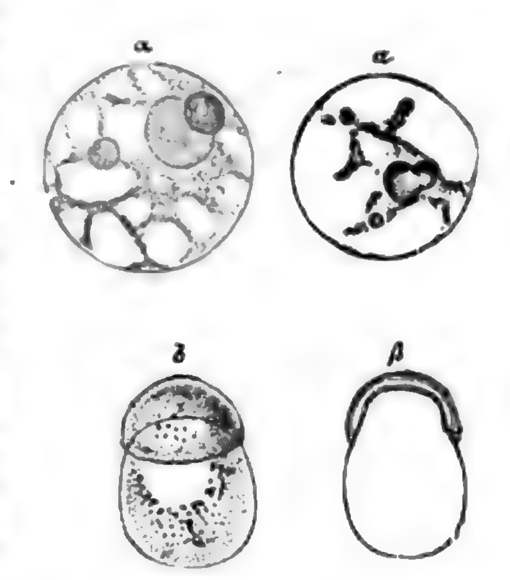


Fig. 28. Nach FLEMMING (Fig. E[1], p. 104). a Kern eines Eierstockeies von Unio frisch aus der Zelle getreten in Ovarialflüssigkeit. Zweibuckeliger Nucleolus. Geringe Teile des Kerngerüstes sichtbar. α Ein solcher Kern nach Zufließen von Essigsäure 5 Proz. Gerüststränge sind aufgetreten, der größere blassere Teil des Hauptnucleolus und die Nebennukleolen sind im gleichem Grade gequollen und erblaßt; der kleinere Hauptteil des großen Nucleolus ist ebenfalls, aber schwächer gequollen. b Nucleolus eines Eies von Tichogonia (Dreissena) polymorpha; der glänzende Hauptteil sitzt als Kappe auf dem größeren blassen. β Optisches Durchschnittsbild desselben, schematisch.

Hier verlieren sie ihre Färbbarkeit, werden von vielen Vakuolen durchsetzt und erfahren einen Umbildungsprozeß, der schließlich zu ihrer völligen Auflösung führt. Währenddem ist in der Mitte des Haufens die erste Richtungsspindel entstanden mit den Chromosomen, über deren Herkunft BORN auf der einen Seite, CARNOY und LEBRUN auf der anderen wieder verschiedene Ansichten vertreten, namentlich in der Frage, ob auch Bestandteile der Nukleolen an ihrer Bildung beteiligt sind.

In ihren chemischen Eigenschaften zeigen die Keimflecke von den echten Nukleolen, die sich in den gewöhnlichen Kernfarbstoffen nicht tingieren (Plasmosomen), zuweilen Verschiedenheiten. So gibt es Keimflecke, die sehr deutlich aus verschiedenen Substanzen aufgebaut sind. Es ist dies Verhältnis zuerst durch LEYDIG bei lamellibranchiaten Mollusken beobachtet, dann durch FLEMMING (III 1882) an demselben Objekt und von mir (III 1875—1878) noch in anderen Fällen genauer festgestellt worden. Ich lasse hier die Beschreibung des Tatbestandes, wie sie FLEMMING gibt, folgen.

Bei Cyclas cornea und bei Najaden findet sich ein Hauptnucleolus außer einigen wenigen Nukleolen im Keimbläschen (Fig. 28). „Der erstere besteht aus zwei different beschaffenen Teilen: einem kleineren,

Digitized by Google

der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingierbar ist, und einem größeren, blasseren und schwächer chromatischen, der in Säure stärker quillt. Bei Anodonta hängen die beiden Teile zusammen, bei Unio sind sie vielfach nur miteinander in Berührung, oder liegen selbst getrennt. Die Nebennukleolen, die hier in den Balken des Kerngerüstes lagern, zeigen dieselbe Lichtbrechung, Quellbarkeit und Färbbarkeit, wie der große Teil des Hauptnucleolus. Bei Wasserzusatz verschwindet der Hauptteil und die Nebennukleolen nebst den Gerüststrängen; es bleibt der kleinere, stark chromatische Teil des Hauptnucleolus, indem er dabei noch verschärft wird und etwas schrumpft und eine scharf abgesetzte Kontur bekommt. Zusatz von starker Essigsäure (5 Proz. oder mehr) läßt den größeren, blasseren Teil des Hauptnucleolus rasch aufquellen und verschwinden, während der kleine, glänzende zwar auch etwas quillt, aber erhalten bleibt.“ „Bei Anwendung von Kerntinktionen färbt sich zwar der starkbrechende Teil der Nukleolen besonders intensiv, aber in erheblichem Grade auch der andere Teil und die Nebennukleolen“. „Solche Differenzierung der Hauptnukleolen in zwei Teile kommt bei Eizellen vieler Tiere vor. Bei Dreissena polymorpha ist der stark lichtbrechende und chromatische Teil als Hohlkappe um den blasseren herumgelagert.“ „Am jungen Eierstocksei der Lamellibranchiaten ist die Zweiteiligkeit des großen Kernkörpers noch nicht zu finden; sie bildet sich erst am reifen Ei heraus.

Fig. 29.

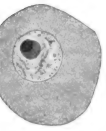


Fig. 30.

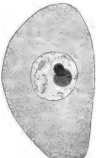


Fig. 29 und 30. **Eierstocksei von Unio batavus** (Fig. 29) **und von Limax maximus** (Fig. 30) **mit Keimflecken aus zweierlei Substanzen.** Nach OBST aus KORSCHELT und HEIDER.

Eine gute Vorstellung von den aus zwei Substanzen zusammengesetzten Keimflecken geben auch die Figuren 29 und 30, von denen die eine das Eierstocksei von Unio batavus, die andere von Limax maximus darstellt. Die Verschiedenheit in der stofflichen Zusammensetzung der beiden Nukleolenarten läßt sich durch geeignete Doppelfärbung, z. B. durch Boraxkarmin und durch nachfolgende Färbung mit Methylgrün oder Solidgrün, sehr schön zum Ausdruck bringen, wie Figur 31, die Keimbläschen von einer Spinne (A und B), von Unio (C) und von Limax (D) lehren.

Es ist eine offene Frage, die von wenigen Forschern bejaht, von den meisten aber in Abrede gestellt wird, ob das Chromatin des Kerns mit der Substanz des Keimfleckes bei einzelnen Tierarten zeitweilig verbunden auftritt. Wenn ich von den noch unsicheren, oben erwähnten Angaben CARNOYS und LEBRUNS absehe, so scheint mir das Keimbläschen von Asterias glac. einen Fall darzubieten, in welchem der Chromatin-

Digitized by Google

gehalt des Keimflecks kaum anzuzweifeln ist. Wie ich schon vor 30 Jahren beobachtet habe, sondert sich die Masse des großen Keimfleckes in zwei Substanzen (Fig. 32), von denen die eine als ein kleines Kügelchen in eine Vakuole der anderen umfangreicheren Substanz eingeschlossen ist. An der Bildung der Richtungsspindel ist der Keimfleck in hervorragender Weise beteiligt, indem die eingeschlossene Substanz sich in Fädchen und Körnchen sondert, die sich von der anderen Substanz trennen und nach dem Ort der Spindelbildung hinwandern (Fig. 33). Wenn so der Inhalt der Vakuole des Keimfleckes entleert ist, bleibt der Rest als leere Hülle zurück und wird allmählich im Protoplasma aufgelöst.

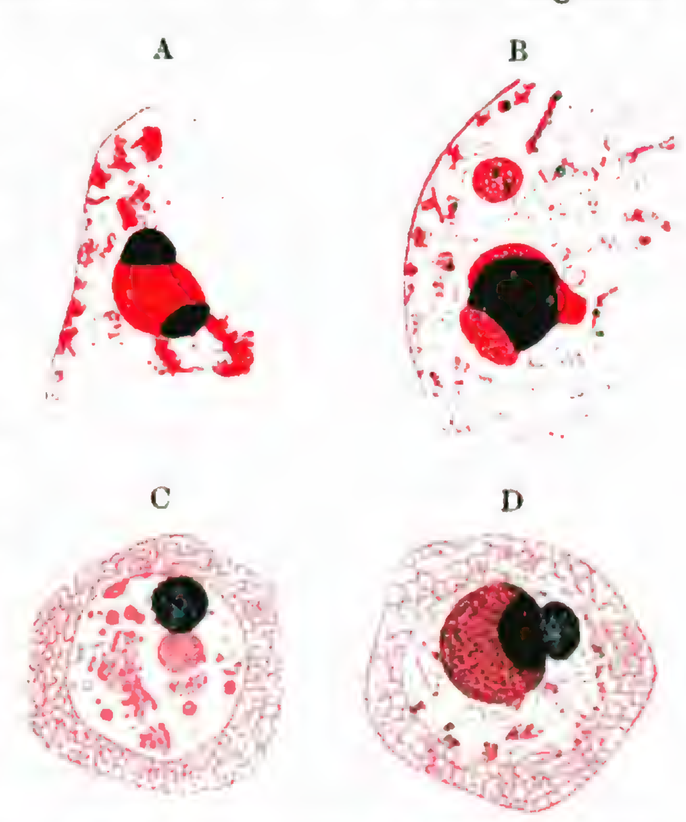


Fig. 31. **Verschiedene Beispiele zusammengesetzter Nukleolen.** Nach Obst. A und B Epeira diademata; C Unio batavus; D Limax maximus. Substanz des einen Nucleolus blau, des anderen rot.

Diese Befunde, welche vielfach angezweifelt wurden, haben vor einigen Jahren durch Hartmann eine vollständige Bestätigung gefunden; über allen Zweifel aber sind sie durch die eben erschienenen Studien sichergestellt, in denen Retzius (III 1911) den Reifeprozeß der Asteriaseier an Schnittserien mit Hilfe der Biondifärbung untersucht hat. Wie durch seine prachtvollen, in der Dreifachfärbung wiedergegebenen zahlreichen Figuren bewiesen wird, enthält der Nucleolus des Keim-

Fig. 32. Fig. 33.

x *kb* *chr* *py* } *kf* — *sp* *kf* *kb*

Fig. 32 und 33. **Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis.** Nach Hertwig. Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*).

In Fig. 32 beginnt das Keimbläschen (*kb*) zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist deutlich in zwei Substanzen gesondert, von denen sich die innere (*chr*) stärker färbt.

In Fig. 33 ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden; in der Gegend des Protoplasmahöckers mit Strahlung in der Fig. 32 ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Digitized by Google

bläschens die für die Bildung der Polspindel bestimmte Chromatinsubstanz, welche an sie in Form einzelner Chromosomen abgegeben wird. „Durch die Biondifärbung“, bemerkt Retzius, „färben sich diese Chromosomen eben bei ihrem Austreten aus dem rotvioletten Nucleolus intensiv grün und legen sich dann um die bei der Teilung der Zentralsphäre entstehende Spindel.“

Die Befunde von Asterias würden sich somit an die oben (p. 40), erwähnten Angaben, die sich auf den Chromatingehalt der Kernkörper bei Spirogyra, Actinosphaerium, Gregarinen etc. beziehen, anreihen lassen. Daß übrigens das Chromatin sich zu einem einzigen kompakten und scheinbar homogenen Körper gewissermaßen konzentrieren kann, lehrt in unzweideutiger Weise der Zustand, welchen es im Samenkörper, z. B. bei Ascaris, annimmt, bei dem es ja auch in einen nucleolusartigen Körper, in ein kompaktes Kügelchen, umgewandelt ist (Fig. 15).

Die Form der Nukleolen ist in den Kernen von Gewebszellen und Eiern eine wechselnde; meist sind sie rein kugelig, wenn sie vereinzelt auftreten; wo sie zahlreich vorkommen, können sie alle möglichen Formen annehmen und mit Fortsätzen und Lappen bedeckt sein, so daß sie einer kleinen Amöbe nicht unähnlich aussehen. Auch geben von ihnen mehrere Forscher an, bei der Untersuchung des lebenden Objektes amöboide Bewegungen beobachtet zu haben.

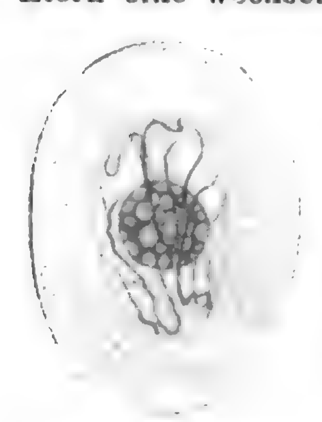


Fig. 34. **Keimbläschen mit Keimfleck und Chromatinfaden im Ei von Ophryotrocha puerilis.** Nach Korschelt aus Korschelt und Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte.

Häufig finden sich in der Substanz der Keimflecke kleine Vakuolen, die mit Flüssigkeit erfüllt sind (Fig. 34). Namentlich in dem plurinukleolären Keimbläschen, z. B. der Amphibien (Carnoy), werden sie einige Zeit vor der Auflösung der Keimflecke so zahlreich, daß ihre Substanz ein wabiges Aussehen gewinnt. Durch Verschmelzung mehrerer kann eine sehr große Vakuole entstehen. Wie Balbiani an den Keimflecken der Eier von Phalangium opilio beobachtet hat, rücken die Vakuolen zeitweise dicht an die Oberfläche heran, entleeren ihren Inhalt durch Platzen und werden wieder durch neugebildete ersetzt.

Von mehreren Forschern wird angegeben, daß Nukleolen und Keimflecke sich durch Teilung vermehren können. Zimmermann hält dies sogar für die Regel und ist daher zum Ausspruch „Omnis nucleolus e nucleolo“ veranlaßt worden. Hiergegen erhebt Montgomery, der eine größere zusammenfassende Arbeit über Nukleolen veröffentlicht hat, wie uns scheint mit Recht, mehrfache Bedenken. Denn auf der einen Seite ist ihre Vermehrung durch Teilung noch in keinem Fall vollkommen einwandfrei sichergestellt worden, auf der anderen Seite sprechen auch viele Erscheinungen dafür, daß ihre Entstehung durch Zusammenballen vorher zerstreuter kleinerer Teilchen erfolgen kann. So tauchen bei der Entstehung der Tochterkerne Nukleolen wieder neu im Kernsaft auf, von denen eine direkte Abstammung von einem Mutternucleolus direkt in Abrede gestellt werden muß. Und ebenso ist es durch nichts erwiesen, daß die Hunderte von Keimflecken im Keimbläschen der Fisch- und Amphibieneier durch Teilung eines ursprünglich einzigen entstanden sind.

In einigen Fällen ist eine Verschmelzung mehrerer kleinerer zu einem einzigen größeren Nucleolus beobachtet worden. Am sichersten

Digitized by Google

ist wohl die Angabe von E. ZACHARIAS, der in lebenden, sich teilenden Zellen von Chara in jedem Tochterkern vier Nukleolen beschreibt, die in 5 Stunden zu einem einzigen verschmolzen waren.

Ueber die Rolle, welche die Nukleolen im Leben des Kerns spielen, läßt sich zurzeit noch nichts Sicheres aussagen. Wir wissen hierüber viel weniger als über die Rolle des Chromatins. Auffallend und sehr bemerkenswert ist die außerordentlich starke Zunahme der Nukleolarsubstanz in allen Zellen, die stark wachsen und sich in einem lebhaften Stoffumsatz befinden, in den Eiern zur Zeit der Dotterbildung und in großen Drüsenzellen mit reichlicher Sekretbildung. Nicht selten finden sich bei derartigen Objekten auch Angaben von einem Austritt von Nukleolarsubstanz aus dem Kern in den Dotter. HENNEGUY vergleicht daher die Nukleolen dem Macronucleus der Infusorien, mit dem sie darin übereinstimmen, daß sie an Masse im Vergleich zur chromatischen Substanz der Nebenkerne stark zunehmen und dann zu gewissen Zeiten in Stücke zerfallen und aufgelöst werden; HAECKER erklärt die Nukleolen für ein „Stoffwechselprodukt" des Kerns, dessen Erzeugung in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis zur Intensität der vegetativen Leistungen von Kern und Zelle steht. Ihm schließt sich in vieler Beziehung HEIDENHAIN an (I 1907, p. 191). Er läßt die Nukleolen aus unorganisierten, zur gänzlichen Ausscheidung bestimmten Stoffen bestehen und daher lebloser (?) Natur sein. — Noch manche andere Ansichten lassen sich bei einer Durchsicht der Literatur zusammenstellen; aus ihnen allen ersieht man hauptsächlich wohl das eine, daß unsere Kenntnisse in der Nukleolenfrage noch sehr mangelhafte sind, und daß hier ein Gebiet liegt, auf welchem durch planmäßige, ausgedehnte, vergleichende Untersuchungen erst eine bessere Grundlage für weitergehende allgemeine Schlüsse gewonnen werden muß.

Ueber das Verhalten der Nukleolen bei der Zellteilung, über ihren Zerfall in kleine Stücke und über ihre Auflösung im Protoplasma wird später im Kapitel über Karyokinese noch besonders gehandelt werden.

III. Gibt es kernlose Elementarorganismen?

An die Beschreibung der chemischen und morphologischen Eigenschaften des Kerns läßt sich noch die wichtige Frage knüpfen, ob der Kern ein unentbehrlicher Bestandteil jeder Zelle ist. Gibt es kernlose Elementarorganismen? — Noch vor einer Reihe von Jahren war man mit einer Antwort auf diese Frage nicht verlegen. Da man infolge der Mangelhaftigkeit der älteren Untersuchungsmethoden bei vielen niederen Organismen keine Kerne gefunden hatte, nahm man die Existenz von zwei verschiedenen Arten von Elementarteilen an, von einfacheren, die nur aus einem Klümpchen von Protoplasma bestehen, und von zusammengesetzteren, die in ihrem Innern noch als besonderes Organ den Kern entwickelt haben. Die einen bezeichnete HAECKEL (I 1870, III 1866) als Cytoden und ihre einfachsten, einzellebenden Formen als Moneren, die anderen als Cellulae oder Cyten. Seitdem aber hat sich der Stand der Frage wesentlich verändert.

Dank den verbesserten optischen Hilfsmitteln und den vervollkommneten Färbungsmethoden ist die Existenz von Organismen ohne Kern sehr in Frage gestellt. Bei sehr vielen niederen Pflanzen (Algen, Pilzen) und

bei Protozoen, Vampyrellen, Polythalamien, Myxomyceten, die früher als Beweisobjekte für das Fehlen des Kerns gegolten hatten, gelingt es mit leichter Mühe, Kerne nachzuweisen. Nachdem auch bei der reifen Eizelle der Kern gefunden worden ist (O. HERTWIG III 1875), können wir sagen, daß im gesamten Tierreich kein Fall von kernlosen Zellen existiert. Man wird mir vielleicht die roten Blutkörperchen der Säugetiere entgegenhalten. Freilich fehlt bei ihnen ein Kern, es fehlt ihnen aber ebensogut auch das Protoplasma, und es läßt sich mit guten Gründen die Ansicht verfechten, daß die Blutscheiben der Säugetiere nicht mehr den Wert von Elementarorganismen besitzen, sondern nur die Umwandlungs- oder

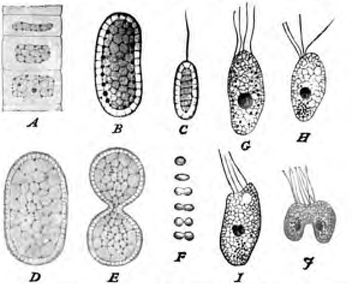


Fig. 35. **Einige Formen von Cyanophyceen, Bakterien und Flagellaten, welche den sogenannten zerstreuten Kern zeigen.** A Oscillaria. B Chromatium. C Bacterium lineola. D Achromatium. E dasselbe in Teilung. F Teilungsfolge der Chromatingranula. G–J Tetramitus und dessen Teilung. A–C nach BÜTSCHLI; D–F nach SCHEWIAKOFF; G–J nach CALKINS. Nach WILSON aus HEIDENHAIN.

Bildungsprodukte ehemals vorhandener kernhaltiger Zellen (Hämatoblasten) sind.

Eine Zuflucht findet jetzt die Lehre von der Kernlosigkeit nur noch bei den Mikroorganismen, bei den Bakterien und verwandten Formen, bei denen wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit die Unterscheidung von Protoplasma und Kernsubstanz auf Schwierigkeiten stößt. Von einigen Botanikern ist namentlich Beggiatoa als ein Objekt aufgeführt worden, bei dem es auch mit den modernsten Methoden nicht möglich gewesen ist, einem Kern vergleichbare Bestandteile nachzuweisen. Diesen Angaben stehen indessen die an anderen Objekten mit besserem Erfolg ausgeführten Untersuchungen von BÜTSCHLI, ZACHARIAS, SCHEWIAKOFF

Digitized by Google

und CALKINS gegenüber, welche zwar keinen typischen, bläschenförmigen Kern, aber doch ein Aequivalent für ihn auffinden konnten. Als solches deutet BÜTSCHLI (III 1890) bei Oscillaria (A), bei Chromatium (B) und Bacterium lineola (C) einen membranlosen Körper (Fig. 35 A, B, C), welcher bei der Verdauung durch Magensaft nicht aufgelöst wird, einzelne in Farbstoff sich intensiv färbende Körnchen (wahrscheinlich Chromatinkörnchen) beherbergt und nur von einer dünnen Hülle von Protoplasma noch umgeben ist. BÜTSCHLIS Ansichten werden im allgemeinen von ZACHARIAS (III 1890), SCHEWIAKOFF (III 1893) und CALKINS geteilt. SCHEWIAKOFF beobachtete auch im Körper von Achromatium (Fig. 35 D) zerstreute, stark färbbare Körner, welche er als Chromatin deutet und von denen er angibt, daß er sie durch Teilung sich hat vermehren sehen. Aehnliche zerstreute Chromatingranula hat CALKINS von Tetramitus (Fig. 35 G—I) beschrieben. Für derartige den bläschenförmigen Kern von pflanzlichen und tierischen Zellen ersetzende Aequivalente ist die Bezeichnung „verteilter oder zerstreuter Kern" (distributed or scattered nucleus WILSON I 1900) gebraucht worden.

Wer diese Angaben nicht als beweisend anerkennen will, wird zugeben müssen, daß die Annahme, welche die Mikroorganismen ganz oder vorzugsweise aus Kernsubstanz bestehen läßt, wenigstens ebensoviel, wenn nicht mehr, für sich hat, als die Annahme, sie seien nur kleinste, einfache Protoplasmaklümpchen. Denn für die erste Annahme fällt ihre außerordentliche Neigung, Farbstoffe in sich aufzunehmen, sehr in die Wagschale, sowie der Umstand, daß man bei der chemischen Analyse von Bakterienmassen viel Nuklein erhält.

IV. Die Zentralkörperchen (Zentriolen) der Zelle.

In jüngster Zeit ist neben dem Kern im Protoplasma einiger Zellen ein außerordentlich winziges, aber durch seine Funktion sehr wichtiges Gebilde nachgewiesen worden, das Zentralkörperchen oder Zentriol (Fig. 36—42). Bei der Zellteilung, bei deren Darstellung es uns in späteren Kapiteln wieder beschäftigen wird, ist es schon seit längerer Zeit bekannt und spielt hier eine sehr große Rolle, da es den Mittelpunkt für eigentümliche Strahlungsfiguren und überhaupt einen Mittelpunkt in der Zelle bildet, um welchen die verschiedensten Zellbestandteile gewissermaßen zentriert sind.

Seine Größe liegt an der Grenze des eben Sichtbaren und bleibt häufig unter dem Durchmesser kleinster Mikroorganismen zurück. Es scheint stofflich aus derselben Substanz, wie das Mittelstück der Samenfäden zu bestehen, zu welchem sich übrigens auch beim Befruchtungsprozeß genetische Beziehungen ergeben (s. späteres Kap.). Bei den gewöhnlichen Kernfärbemethoden nimmt es keinen Farbstoff auf, läßt sich aber bei geeignetem Verfahren, namentlich durch saure Anilinfarben, wie Säurefuchsin, Safranin, Orange, besonders aber durch HEIDENHAINS Hämatoxylin, dessen man sich jetzt zu seinem Nachweis am häufigsten bedient, gut tingieren.

Das Zentralkörperchen ist gewöhnlich noch von einer homogenen Substanz umgeben, die sich vom übrigen Protoplasmakörper bald mehr, bald weniger absetzt und von BOVERI als Zentroplasma unterschieden worden ist. Wenn dieses sich gegen seine Umgebung besser abgrenzen

läßt, kommt nach der Terminologie von Boveri ein Zentrosom zustande, das ist ein kleines Kügelchen, in dessen Mitte noch ein oder zwei allerkleinste Kügelchen, die Zentriolen, eingeschlossen sind. Zu gewissen Zeiten, namentlich aber im Verlauf der Zellteilung, beginnt sich um das Zentralkörperchen das Protoplasma in Strahlen anzuordnen und eine Astrosphäre, eine protoplasmatische Strahlen- oder Sternfigur zu bilden. Unter diesen Umständen ist das Zentriol in der Zelle auch ohne Anwendung von Färbemitteln nachweisbar, während es, wenn weder Strahlung noch Sphäre vorhanden sind, mit anderen Körnchen des Zellinhalts leicht verwechselt oder von ihnen überhaupt nicht unterschieden werden kann. Sehr häufig ist es, daß in der ruhenden Zelle zwei Zentriolen dicht nebeneinander in einem gemeinsamen Zentroplasma beobachtet werden.

Im Gebrauch des Wortes Zentrosom ist in der Literatur eine recht unangenehme Verwirrung eingerissen, welche das gegenseitige Verständnis erschwert. Boveri, welcher den Namen zuerst gebildet hat, bezeichnete

Fig. 36. Fig. 37.

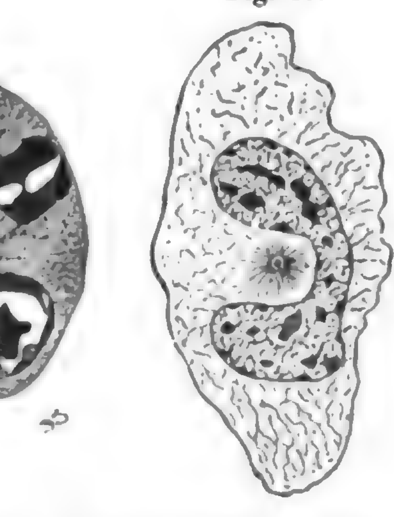


Fig. 36. **Leukocyt von Salamandra mit Zentrosom und Sphäre.** Vergr. 2500. (Sublimat, Eisenhämatoxylin). Nach Heidenhain.

Fig. 37. **Leukocyt aus dem Peritoneum einer Salamanderlarve.** Der Zentralkörper in der strahligen Sphäre ist zur Verdeutlichung des Zinkdrucks von einem hellen Ring umgeben dargestellt, welcher in natura fortzudenken ist. Nach Flemming Fig. 5.

mit ihm in seinen Ascarisuntersuchungen das sich gegen seine Umgebung schärfer abgrenzende Zentroplasma und das in ihm eingeschlossene zentrale Korn als sein Zentriol. Als man nun später auch in tierischen Gewebszellen, sowohl während der Teilung als auch in der Ruhe kleinste Körnchen durch besondere Färbemethoden als Mittelpunkte von Strahlenfiguren nachzuweisen vermochte, nannte man sie ebenfalls nach der von Boveri eingeführten Terminologie Zentrosomen. Wie indessen mit Recht Flemming, Meves u. a. hervorgehoben haben, entsprechen letztere Gebilde nicht den vielmals größeren Zentrosomen Boveris im Ascarisei, sondern den in ihnen eingeschlossenen Zentriolen. Man dürfte daher, streng genommen, bei Gewebszellen und ihren Teilungsfiguren nur von Zentriolen reden. Das ist nun aber nicht geschehen, sondern man hat gewöhnlich die im Mittelpunkt einer Strahlung gelegenen kleinsten Körnchen, die mit den oben erwähnten Färbemethoden sichtbar gemacht werden können, Zentrosomen genannt. So bemerkt Wilson in seinem Buch über die Zelle: „Lastly, we must recognize the justice of the view urged by Kostanecki, Griffin, Mead, Lillie, Coe and others, that the term centrosome should be applied to the central granule and not to the sphere surrounding it (medullary zone), despite the fact, that historically the word was first applied by Boveri to the letter structure. The obvious interpretation is that the central

Digitized by Google

granule is the only structure that should be called a centrosome, the surrounding sphere being a part of the aster, or rather of the attraction sphere." Im Sinne von WILSON habe ich auch in den zwei ersten Auflagen meiner allgemeinen Biologie den Namen „Zentrosom" gebraucht. Da nun aber HEIDENHAIN in seinem großen, 1907 erschienenen Werk „Plasma und Zelle" dafür plädiert, das Wort „Zentrosom" nur im Sinne seines Urhebers zu gebrauchen und die kleinsten färbbaren Zentralkörperchen „Zentriolen" zu nennen, so habe ich mich von der 3. Auflage an diesem Vorschlag angeschlossen, um aus der Verwirrung in der Nomenklatur herauszukommen und zu einer einheitlichen Namengebung zu gelangen. Nur in diesem Sinne werden wir im folgenden von Zentrosomen, Zentrosphären und Zentrenstrahlung (Aster) oder strahliger Anordnung des Protoplasma, von Zentriolen oder Zentralkörperchen, reden.

Fig. 38. Fig. 39. Fig. 40.

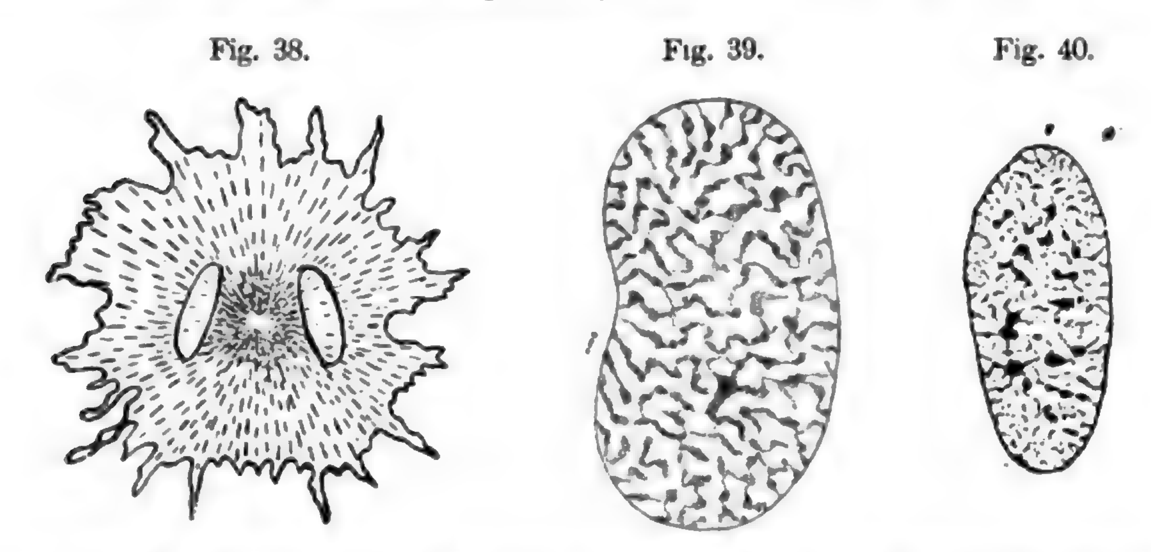


Fig. 38. **Pigmentzelle des Hechts mit 2 Kernen und 1 Zentralkörperchen, (Zentriol) in einer Strahlensphäre.** Nach SOLGER.

Fig. 39. **Kern einer Endothelzelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen (Zentriolen).** Nach FLEMMING Fig. 2.

Fig. 40. **Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen (Zentriolen).** Nach FLEMMING Fig. 4.

Wenn wir von der Zellteilung und dem Befruchtungsprozeß absehen, über welche spätere Abschnitte handeln, so ist das Zentralkörperchen (Centriol) zuerst in Lymphzellen (FLEMMING III 1891, 1891* und HEIDENHAIN III 1892), in Pigmentzellen des Hechts (SOLGER III 1891), in sehr flachen Epithel-, Endothel- und Bindegewebszellen von Salamanderlarven (FLEMMING) aufgefunden worden.

In Lymphzellen kommt meist nur ein einziges Zentralkörperchen vor (Fig. 36), es ist außer der Färbung noch dadurch kenntlich gemacht, daß das Protoplasma in seiner nächsten Umgebung ein deutlich strahliges Gefüge zeigt und die später uns noch öfters beschäftigende Strahlensphäre oder Astrosphäre bildet. Das Zentralkörperchen liegt zuweilen in einer Einbuchtung des Kerns (Fig. 37) oder, wenn dieser in mehrere Stücke zerfallen ist, was bei den Lymphzellen häufig geschieht, bald zwischen ihnen an dieser oder jener Stelle des Protoplasmakörpers (Fig. 36). — Bei Pigmentzellen (Fig. 38) hat SOLGER (III 1891) nur die Astrosphäre als eine helle Stelle zwischen den strahlig

Digitized by Google

angeordneten Pigmentkörnchen gesehen und daraus auf die Anwesenheit eines Zentralkörperchens geschlossen. — In den Epithelien der Lunge, in Endothel- und Bindegewebszellen des Bauchfells von Salamanderlarven (Fig. 39 und 40) fand FLEMMING anstatt eines einzigen fast stets zwei dicht zusammengelegene Zentralkörperchen, entweder in großer Nähe des im Ruhezustand befindlichen Kerns oder sogar in einer Delle desselben in unmittelbarer Nachbarschaft der Kernmembran. Eine Zentrosphäre war in diesen Fällen meist nicht nachweisbar; zuweilen waren die beiden Zentralkörperchen, anstatt sich fest zu berühren, ein wenig auseinandergerückt, und war dann der erste Anfang einer Spindelbildung (Zentrodesmose) zwischen ihnen wahrzunehmen.

Fig. 42.

Fig. 41.

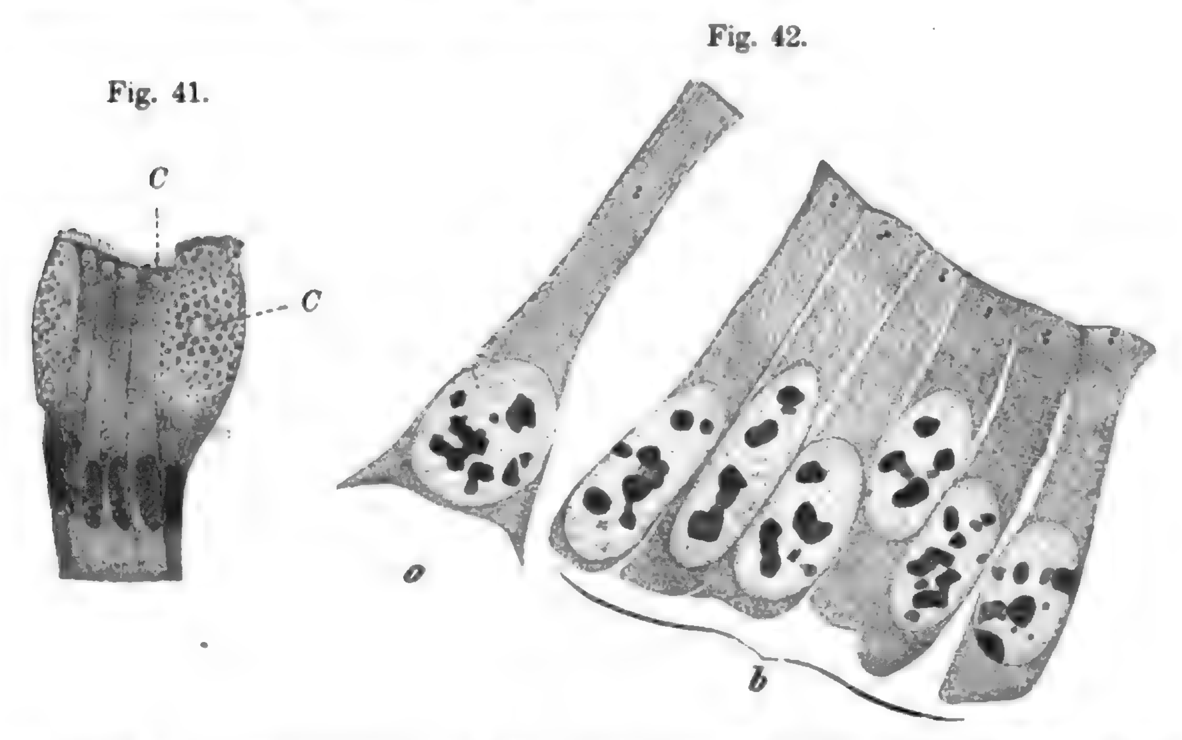


Fig. 41. **Darmepithel aus dem Colon des Menschen.** Nach ZIMMERMANN *C* Zentren. Aus SCHNEIDER. Lehrb. d. vergl. Histologie.

Fig. 42. **Urwirbelzellen von ca. 4-tägigem Entenembryo mit 2 Zentriolen** Aus M. HEIDENHAIN.

Seit diesen ersten grundlegenden Beobachtungen sind Zentralkörperchen von Jahr zu Jahr häufiger bald in dieser, bald in jener Zellenart nachgewiesen worden, sowohl bei Wirbeltieren als bei Wirbellosen: so von ZIMMERMANN in den verschiedenen Gewebszellen des Menschen (Fig. 41); von HEIDENHAIN und COHN in den Embryonalzellen von jungen Entenembryonen der ersten Bebrütungstage (Fig. 42), von BALLOWITZ in Epithelzellen von SALPEN (Fig. 43) und in den Endothelien der Descemetschen Membran, von LENHOSSEK in Ganglienzellen des Frosches, von RATH in Drüsenzellen bei Crustaceen, von GURWITSCH und WINIWATER in jungen Ovarialeiern bei Säugetieren usw.

Während die Zentriolen gewöhnlich runde Kügelchen sind, nehmen sie in manchen Tiergruppen die Form kurzer Stäbchen an. So sind Zentralstäbchen in den Spermatocyten von Insekten, sowohl von Lepidopteren als auch von mehreren Coleopteren, ferner auch in den Samenzellen von Vögeln und von Myxine (Fig. 44) durch mehrere Forscher nachgewiesen worden. Wenn zwei durch Teilung entstandene Stäbchen

Digitized by Google

vorhanden sind, können sie zusammen die Aeste eines Hakens bilden oder kreuzweise übereinander gelagert sein wie bei Myxine (Fig. 44).

Fig. 43.

Fig. 44.

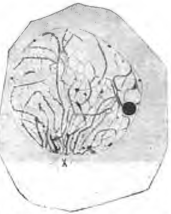


Fig. 43. **Zwei Zellen aus dem Kloakenepithel von Salpa punctata, von der Fläche gesehen, mit sichelförmigem Kern.** Die Sphäre ist strahlig und enthält 2 Zentriolen. Nach Ballowitz.

Fig. 44. **Spermatocyte 1. Ordnung von Myxine.** Nach Schreiner. Die beiden stäbchenförmigen Zentriolen sind auffälligerweise gekreuzt. Aus Heidenhain 1907.

Auf der anderen Seite sind die Versuche, Zentralkörperchen nachzuweisen, bei manchen Zellen und bei manchen Tierarten vergebliche gewesen. Auch bei den phanerogamen Pflanzen hat man nach ihnen während der Ruhe des Kerns und selbst auf dem Spindelstadium der Karyokinese bis jetzt umsonst gesucht. Dagegen ist ihr Nachweis in den Zellen niederer Kryptogamen gelungen, z. B. bei der braunen Meeresalge, Fucus serratus (Fig. 45). Hier ist das Zentriol, von einer Protoplasmastrahlung umgeben, dem Zellkern dicht angeschmiegt.

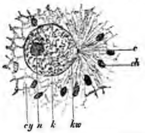


Fig. 45. **Ein Zellkern und das ihn zunächst umgebende Protoplasma aus einer Zelle der Keimpflanze der braunen Meeresalge Fucus serratus.** *k* Zellkern; *kw* Kernwandung; *n* Kernkörperchen; *c* Zentriol; *ch* Chromatophoren. Vergr. ca. 1000.

Das große Interesse, welches von den Histologen dem Zentralkörperchen entgegengebracht wird, ist zum großen Teil mit dadurch geweckt worden, daß bei seiner Entdeckung im Ascarisei Ed. van Beneden und Boveri die Hypothese aufgestellt haben, es sei wahrscheinlich das Gebilde gleich dem Kern ein k o n s t a n t e s O r g a n jeder Zelle und müsse sich daher wohl stets im Protoplasma neben dem Kerne eingebettet finden. Zugunsten ihrer Ansicht machten sie geltend, daß die

Digitized by Google

Zentralkörperchen sich durch Teilung vermehren, was sie beide unabhängig voneinander und ziemlich gleichzeitig hatten beobachten können. Nach ihrem Vorgang ist es in der Tat auch anderen Forschern häufig gelungen, am leichtesten auf gewissen Stadien der Karyokinese, eine Vermehrung des Zentralkörperchens auf dem Wege der Selbstteilung festzustellen (Fig. 46). Wie ich selbst beim Studium der Spermiogenese von Ascaris Schritt für Schritt verfolgen konnte, streckt sich das Zentriol innerhalb der Sphäre, wird darauf bisquitförmig, die verdickten Enden rücken auseinander, der Verbindungsfaden reißt ein. Infolgedessen werden dann die Tochterzentriolen in einer gemeinsamen Hülle nebeneinander vorgefunden und liefern bei einer nachfolgenden Karyokinese wieder die Zentriolen an den entgegengesetzten Polen der entstehenden Spindel. Zugunsten der Hypothese von van Beneden und Boveri spricht zweitens der Umstand, daß beim Befruchtungsprozeß durch den Samenkörper ein Zentralkörperchen in das Ei eingeführt wird und durch seine Teilung die Zentriolen der ersten Spindel liefert, von welchen sich wieder die Zentriolen bei allen späteren Kernteilungen der Embryonalzellen herleiten.

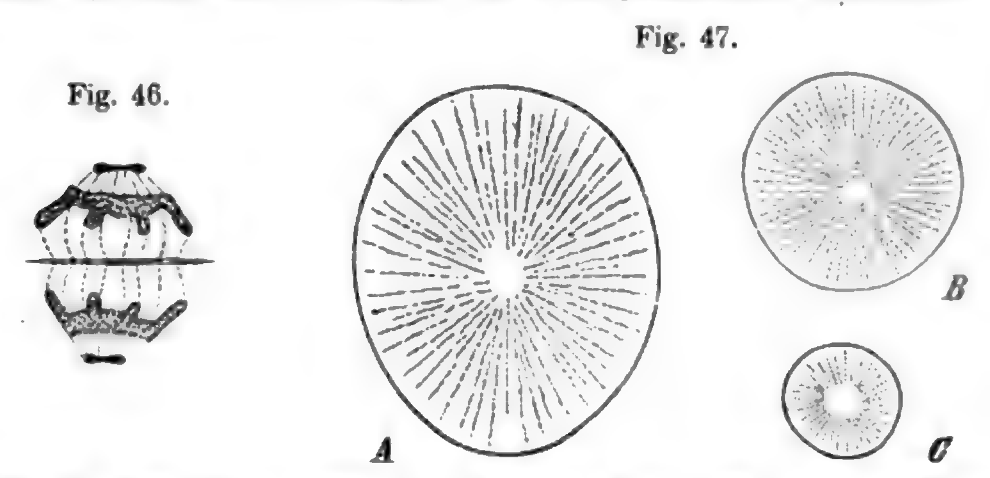


Fig. 46. **Zwei Tochterkerne mit lappigen Fortsätzen aus dem Ei von Ascaris megalocephala.** Die beiden Zentralkörperchen vermehren sich durch Selbstteilung. Nach van Beneden und Neyt.

Fig. 47. **Strahlungsfiguren aus kernlosen Bruchstücken des Eies von Toxopneustes,** hervorgerufen durch Behandlung mit $MgCl_2$. Nach Wilson aus Heidenhain.

Vor Jahren habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß in manchen Fällen und unter gewissen Verhältnissen die Zentriolen auch im Kern eingeschlossen sind und erst bei der Karyokinese in das Protoplasma übertreten. Ueber Beobachtungen, die in dieser Richtung gemacht sind, vergleiche man das Kapitel über die Teilung der Zelle.

Gegen die Hypothese, daß die Zentralkörperchen permanente Zellorgane wie der Kern sind und nur durch Teilung aus bereits vorhandenen Zentriolen entstehen können, haben Morgan und Wilson gewichtige Einwände erhoben. Dadurch, daß sie unbefruchtete Eier von Seeigeln mit einem Gemisch gleicher Volumina von 12-proz. Lösung von Magnesiumchlorid und von Seewasser für einige Zeit behandelten und dann in reines Seewasser zurückbrachten, konnten sie nicht nur in der Umgebung des Eikerns, sondern auch an vielen Stellen des Dotters Strahlenfiguren hervorrufen, in deren Mitte sich ein färbbares Korn nachweisen ließ. Derartige Cytaster, wie sie Wilson nennt, entwickeln sich bei der angegebenen Behandlungsweise auch in abgesprengten Eistücken, die nur aus kernlosem Protoplasma bestehen (Fig. 47). Daß

Digitized by Google

das in der Strahlung eingeschlossene, sich bei geeigneter Methode gut färbende Korn ein Zentriol ist, hält WILSON durch die von ihm beobachtete Teilfähigkeit für bewiesen. Er konnte nämlich feststellen, daß es die oben für Zentriolenteilung beschriebenen Veränderungen sowohl in ganzen Eiern als in Bruchstücken derselben nach Behandlung mit Magnesiumchlorid erfährt, und daß sich so aus einem Cytaster deren zwei und mehr hervorbilden können. Also können unter gewissen Bedingungen im Eiplasma — so folgern MORGAN und WILSON aus den von ihnen entdeckten Tatsachen — Zentriolen neu erzeugt werden.

Während auch BOVERI diesen Beweis durch WILSONS Entdeckung für erbracht hält, will MEVES an der Möglichkeit festhalten, daß durch den Reiz der Salzlösung eine Vermehrung oder Zerlegung der beiden Zentriolen des Eies zustande kommt, und daß die zahlreichen, auf diese Weise entstandenen Tochtergebilde sich im Protoplasma verteilen und mit Strahlungen umgeben. Auch wenn in einem abgesprengten, kernlosen Eifragmente Zentriolen gefunden werden, hält er an der Möglichkeit fest, daß sie doch von einem Zentriol des Eies abstammen, das in das Bruchstück mit hineingeraten war.

Daß in der Lehre von den Zentralkörperchen noch vieles unsicher ist, kann nicht wundernehmen, wenn man die außerordentliche Kleinheit der Gebilde, um die es sich handelt, berücksichtigt. Man vergleiche hierzu auch den Abschnitt 1) über die Organoide des Protoplasma (Chromatophoren der Pflanzenzelle, Granula, Mitochondrien etc. p. 91 bis 105), 2) über die Basalkörperchen der Flimmerzellen (Kap. V), 3) über das Zentralkörperchen des Samenfadens (Kap. XI 1 A) und 4) über die Rolle der Zentriolen bei der Kern- und Zellteilung (Kap. VIII).

V. Hypothesen über die Elementarstruktur der Zelle.

In den vorausgegangenen Abschnitten sind wir mit verschiedenartigen mikroskopischen Bestandteilen der Zelle, mit vielerlei Strukturen im Protoplasma und im Kern bekannt geworden. Gleichwohl werden wir sagen müssen, daß wir noch weit von dem Ziele entfernt sind, uns einen ähnlichen Einblick in den gesetzmäßigen Aufbau der Lebewesen zu verschaffen, wie es den Chemikern mit ihrer Lehre von den Strukturformeln chemischer Körper möglich ist. Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß der nur mikroskopisch sichtbare Samenfaden unzählige komplizierte Eigenschaften des Vaters auf das Ei überträgt, und daß er auch bei der allerstärksten Vergrößerung uns wie eine homogene Substanz erscheint, die bei einem Tiere ebenso wie beim anderen aussieht, wenn wir uns weiter vergegenwärtigen, daß diese scheinbar gleichartige Substanz die allerverschiedensten Wirkungen ausübt im Laufe der Entwicklung, in welcher die im Ei und Samenfaden latenten Anlagen allmählich erst offenbar werden, dann muß sich uns der Schluß aufdrängen, daß hier Organisationsverhältnisse vorliegen, in die wir mit dem Hilfsmittel auch unserer allerbesten Mikroskope überhaupt nicht einzudringen vermögen.

Wo die Kraft des leiblichen Auges versagt, sucht der Forscher durch Hypothesen das Verborgene verständlicher zu machen. Wie der Chemiker auf Grundlage der Atomtheorie eine Strukturchemie aufgebaut und dadurch die verschiedensten Vorgänge auf chemischem Gebiete für

Digitized by Google

uns verständlicher gemacht hat, so haben auch biologische Forscher sich eine Vorstellung von einer noch jenseits des mikroskopischen Gebietes gelegenen elementaren Organisation der Zelle zu bilden versucht. Von den verschiedenen Hypothesen verdienen zwei unsere Beachtung, die Mizellarhypothese von NÄGELI und die Hypothese vom Aufbau der Zelle aus elementaren, ultramikroskopischen Lebenseinheiten (Bioblasten).

1. Die Mizellarhypothese von NÄGELI (I 1884)

mag hier eine kurze Darstellung finden, welche sie schon allein wegen ihrer streng logischen Durchführung verdient.

Eine der auffälligsten Eigenschaften der organisierten Körper ist nach NÄGELI ihre Quellbarkeit, ihr Vermögen, bis zu einem gewissen Grade große Mengen Wasser und Substanzen, die in Wasser gelöst sind, in ihr Inneres aufzunehmen. Es kann dies so weit gehen, daß in einem organisierten Körper überhaupt nur wenige Prozente fester Substanzen enthalten sind.

Entsprechend der Wasseraufnahme nimmt das Volumen des Körpers zu, um sich bei Abgabe von Wasser wieder zu verkleinern. Dabei lagert sich das Wasser nicht in präexistierende, mit Luft gefüllte Hohlräume ein, wie bei einem porösen Körper, sondern es verteilt sich gleichmäßig zwischen die organisierten Teilchen, die, je größer die Quellung ist, um so mehr auseinanderrücken und durch mächtigere Wasserhüllen voneinander getrennt werden müssen. Trotz der beträchtlichen Wasseraufnahme findet dabei keine Auflösung der organisierten Substanz statt. Sie verhält sich auch in dieser Beziehung verschieden von einem Kristall von Salz oder Zucker, dem auf der einen Seite die Fähigkeit der Quellung abgeht, der aber auf der anderen Seite sich im Wasser auflöst, indem sich seine Moleküle voneinander trennen und gleichmäßig im Wasser verteilen.

Quellungsfähigkeit und Unlöslichkeit im Wasser sind Haupteigenschaften der organisierten Körper, ohne welche der Lebensprozeß nicht denkbar ist.

Manche organisierte Körper lassen sich durch geeignete Verfahren in eine Lösung überführen, so z. B. Stärke und leimgebende Substanz, wenn sie in Wasser gekocht werden. Aber auch Stärke- und Leimlösungen unterscheiden sich in ihren Eigenschaften sehr wesentlich von Lösungen von Salzen oder Zucker. Diese diosmieren leicht durch Membranen, jene nicht oder nur in geringem Maße und bilden schleimige oder fadenziehende Lösungen. Schon GRAHAM hat beide Gruppen von Stoffen, welche in der Lösung so ungleiche Eigenschaften zeigen, voneinander als Kristalloide und Kolloide unterschieden.

NÄGELI sucht nun alle hier namhaft gemachten Erscheinungen aus Unterschieden in der molekularen Konstitution der Körper zu erklären. Wie Atome sich zu Molekülen verbinden und so eine große Verschiedenheit chemischer Stoffe erzeugen, so läßt er, damit die komplizierten Eigenschaften der organisierten Körper zustande kommen, Gruppen von Molekülen zu noch höheren Einheiten, den Mizellen, zusammentreten. Im Verhältnisse zum Molekül besitzt das Mizell eine beträchtlichere, wenn auch jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung liegende Größe, und kann nicht bloß aus Hunderten, sondern aus vielen Tausenden von Molekülen aufgebaut sein.

Nägeli schreibt den Mizellen einen kristallinischen Bau zu, gestützt auf die Erscheinungen der Doppelbrechung, welche viele organisierte Körper, Zellulosemembran, Stärke, Muskelsubstanz, selbst das Protoplasma im polarisierten Licht darbieten. Dabei kann ihre äußere Gestalt alle möglichen Formen zeigen, wie auch ihre Größe eine sehr verschiedene sein wird.

Die Mizellen üben eine Anziehung sowohl auf das Wasser, als auch aufeinander aus, woraus die Quellungserscheinungen zu erklären sind. In einem trockenen, organisierten Körper liegen die Mizellen dicht aneinander, nur durch geringe Wasserhüllen getrennt; diese vergrößern sich beträchtlich bei der Imbibition, indem zunächst zwischen Wasser und Mizellen stärkere Anziehungskräfte wirksam sind als zwischen den Mizellen untereinander. Diese werden durch das eindringende Wasser wie durch einen Keil auseinander getrieben. „Zu einer Lösung kommt es aber im organisierten Körper nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältnis abnimmt, als die Anziehungskraft der Mizellen untereinander, und so. nachdem die Wasserhüllen eine gewisse Mächtigkeit erlangten, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung, erreicht wird."

Wenn trotzdem durch geeignete Verfahren der Zusammenhang zwischen den Mizellen ganz aufgehoben wird, so erhält man eine Mizellarlösung. Dieselbe erscheint matt und opaleszierend, ein Beweis, daß das Licht ungleich gebrochen wird. Nägeli vergleicht sie mit den schleimigen, opaleszierenden Massen, welche Spaltpilze durch Aneinanderlagern erzeugen.

Die Unterschiede, die Graham zwischen Lösungen kristalloider und kolloider Substanzen aufgestellt hat, beruhen nach Nägeli darauf, daß bei jenen zwischen den Wasserteilchen vereinzelte Moleküle, bei diesen aber kristallinische Molekülgruppen oder vereinzelte Mizellen verteilt sind. Die einen sind also Molekular-, die anderen Mizellarlösungen (Lösungen von Eiweiß, Leim, Gummi etc.). Die Mizellen selbst setzen dem Zerfallen in Moleküle einen größeren Widerstand entgegen. Gewöhnlich ist dieser Zerfall mit chemischen Umwandlungen verbunden. So kann Stärke durch Umsetzung in Zucker in eine Molekularlösung übergeführt werden, desgleichen Albuminate und leimgebende Substanzen, wenn sie sich in Peptone umwandeln.

In den organisierten Körpern sind die Mizellen zu regelmäßigen Verbänden vereinigt. In diesen können die einzelnen Mizellen aus derselben Substanz oder aus verschiedenen chemischen Substanzen bestehen, von verschiedener Größe und Form sein; sie können auch innerhalb der Verbände sich noch zu größeren und kleineren Mizellgruppen zusammenschließen. In den Mizellarverbänden scheinen sich im allgemeinen die Mizellen in Ketten aneinanderzuhängen, die sich wieder zu einem Gerüst oder Netzwerk mit engeren oder weiteren Maschen verbinden. In den Lücken oder Mizellarinterstitien ist Wasser eingeschlossen. „Nur auf diesem Wege ist es möglich, mit wenig Substanz und viel Wasser ein festes Gefüge herzustellen, wie es die Gallerte darbietet."

Das in organisierten Körpern enthaltene Wasser kann sich in drei verschiedenen Zuständen befinden, die von Nägeli als Konstitutions- oder Kristallwasser, als Adhäsionswasser und als Kapillarwasser unterschieden werden. Unter dem ersten versteht man die Wassermoleküle, die wie bei einem Kristall mit den Substanzmolekülen

Digitized by Google

sich zur Konstitution des Mizells fest und in bestimmter Menge verbunden haben. Adhäsionswasser wird gebildet von den Wassermolekülen, welche an der Oberfläche der Mizelle durch Molekularattraktion festgehalten werden. „In der Wassersphäre, welche eine Mizelle umkleidet, ist in den konzentrischen Wasserschichten die Verdichtung und die Unbeweglichkeit des Wassers sehr verschieden, und diese erreicht natürlich unmittelbar an der Oberfläche der Mizelle ihren größten Wert“ (PFEFFER). Das Kapillarwasser endlich füllt außerhalb der attraktiven Wirkungssphäre der einzelnen Mizellen die Lücken zwischen den Mizellengerüsten aus. „Diese drei Arten von Wasser weichen in dem Grade der Beweglichkeit ihrer Moleküle voneinander ab. Das kapillare Wasser hat die vollen Molekularbewegungen des freien Wassers; in dem Adhäsionswasser sind die fortschreitenden Bewegungen der Moleküle mehr oder weniger vermindert, und in dem Konstitutionswasser befinden sich die Moleküle in einem starren, unbeweglichen Zustande.“ „Die Diosmose durch eine Membran kann also nur durch das kapillare und das Adhäsionswasser vermittelt werden.“

Wie an der Oberfläche der Mizelle Wasserteilchen durch Molekularattraktion festgehalten werden, so können sich ihnen auch andere Stoffe (Kalk- und Kieselsalze, Farbstoffe, stickstoffhaltige Verbindungen etc.) anlagern, nachdem sie in gelöstem Zustand in den organisierten Körper aufgenommen worden sind. Das Wachstum organischer Substanz durch Intussuszeption stellt sich NÄGELI in der Weise vor, daß Substanzteilchen in gelöstem Zustand in den organisierten Körper eindringen, so z. B. Zuckermoleküle in eine Zellulosemembran, und hier entweder sich den vorhandenen Mizellen anlagern und zu ihrer Vergrößerung dienen oder zwischen den vorhandenen Mizellen zu neuen Mizellen gewissermaßen auskristallisieren. Hierbei würden die als Beispiel benutzten Zuckermoleküle sich in Zellulosemoleküle chemisch umsetzen.

2. Die Hypothese von elementaren Lebenseinheiten der Zelle, den Bioblasten (Protomeren).

Im Vergleich zu der Lehre NÄGELIS von den Mizellen, die sich ganz auf dem Molekulargebiet bewegt, bietet die jetzt zu besprechende Hypothese den großen Vorzug dar, daß sie an eine Reihe wohlerforschter Tatsachen aus dem Zellenleben anknüpft, sie zu einer allgemeinen Hypothese erweitert und dadurch auch der zukünftigen Forschung einen gangbaren und aussichtsvollen Weg für weitere Entdeckungen weist. Sie bildet, um einen Ausspruch von WILSON (I 1900 p. 328) zu gebrauchen, eine legitime Arbeitshypothese, da sie durch Tatsachen genügend gestützt ist.

In den folgenden Kapiteln werden wir als drei fundamentale Eigenschaften des lebenden Zellorganismus das Vermögen der Assimilation, des Wachstums und der Teilung kennen lernen. Durch Assimilation, Wachstum und Teilung unterscheiden sich lebende von leblosen Körpern. Behalten wir diesen Unterschied im Auge, so läßt sich leicht an den uns schon jetzt bekannten Tatsachen zeigen, daß die Zelle nicht die einfachste Lebenseinheit ist, welche die oben aufgeführten drei Eigenschaften in sich vereinigt. Denn ein tieferes Studium hat uns schon mit verschiedenartigen kleineren Bestandteilen der Zelle bekannt gemacht, welche gleichfalls assimilieren, wachsen und sich selbsttätig teilen.

Digitized by

In erster Linie ist hier auf den Zellkern zu verweisen, von dem ja der Satz gilt: „Omnis nucleus e nucleo.“ Im Kern ist wieder die chromatische Substanz enthalten, von welcher wir beweisen können, daß sie von einer Teilung bis zur nächsten sich genau auf das Doppelte vermehrt (Gesetz des proportionalen Kernwachstums), und hierauf Mutterchromosomen bildet, die sich durch Längsspaltung in zwei Tochterchromosomen teilen. Die Teilbarkeit der Chromosomen aber beruht wahrscheinlich wieder darauf, daß sie aus Chromatinkügelchen, den Chromiolen, zusammengesetzt sind, die sich durch Einschnürung vermehren, wenn sie durch Wachstum eine bestimmte Größe erreicht haben. Von den färbbaren Körnchen im Körper der Oscillarien, welche wir oben als eine Vorstufe der Kernbildung, als eine zerstreute Kernsubstanz gedeutet haben, gibt SCHEWIAKOFF an, eine Vermehrung durch Teilung bei Achromatium beobachtet zu haben (Fig. 35 F).

Als teilungsfähige Körperchen sind ferner im Inhalt der Zelle die winzig kleinen Zentriolen erkannt worden, endlich verschiedenartige Einschlüsse im Protoplasma der Pflanzenzellen, die Stärkebildner, die Chlorophyllkörner, die Farbkörner, die von den Botanikern unter dem Namen der Trophoblasten zusammengefaßt werden und uns im 4. Kapitel noch beschäftigen werden. Unter den Trophoblasten aber versteht man individualisierte Differenzierungsprodukte des Protoplasma, welche wie der Kern eine große funktionelle Selbständigkeit besitzen und gleich ihm assimilieren, wachsen und sich durch Teilung vermehren.

In derartigen sichergestellten .Tatsachen ist eine gute Grundlage für eine allgemeine Hypothese von dem elementaren Aufbau der Zelle gegeben. Eine solche ist schon von verschiedenen Forschern, am klarsten aber und in einer Weise, die sich dem hier vorgetragenen Gedankengang am engsten anschließt, von WIESNER in seinem 1892 erschienenen Buch: „Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz“ entwickelt worden. Mit WIESNER können wir sagen: „Wenn im Leben der Organismen der Teilung eine so große Bedeutung und eine so weit ausgedehnte Wirksamkeit zufällt, und wenn man den Gang der Forschung erwägt, der uns fortwährend mit neuen Formen der Teilung und mit neuen Teilkörpern bekannt macht, so muß wohl zugestanden werden, daß wir in der Teilungsfrage noch nicht ans letzte Ziel gelangt sind, und daß es im Organismus noch Teilungsvorgänge gibt, die sich bis jetzt der direkten Wahrnehmung entzogen haben.“ „Es ist deshalb eine, ich möchte sagen, durch den Entwicklungsgang der neueren Forschung uns förmlich aufgenötigte Annahme, daß das Protoplasma noch andere teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe.“ „Innerhalb des Organismus muß aber der Teilungsfähigkeit eine Grenze gesetzt sein.“ „Die letzten lebenden Teilkörper der Zelle sind es nun, welche ich als die wahren Elementarorgane der Lebewesen betrachte.“ WIESNER hat ihnen den Namen Plasome gegeben; wir werden uns im folgenden des Wortes Bioblasten bedienen.

Zur Annahme ähnlicher elementarer Lebenseinheiten sind auch DARWIN, SPENCER, DE VRIES, WEISMANN, ROUX, HEIDENHAIN geführt worden, veranlaßt hauptsächlich durch das Bestreben, die komplizierten Erscheinungen der Vererbung zu erklären. Fast jeder hat seinen hypothetischen Einheiten einen anderen Namen beigelegt, obwohl sie unter denselben im wesentlichen etwas Aehnliches verstehen. DARWIN nennt sie in seiner provisorischen Hypothese der Pangenesis Keimchen oder

Digitized by Google

Gemmulae, SPENCER spricht in seinen Prinzipien der Biologie von physiologischen Einheiten, DE VRIES von Pangenen in Anlehnung an DARWINS Pangenesis, WEISMANN von Biophoren, HEIDENHAIN von Protomeren. Mit logischer Konsequenz nehmen alle Forscher Wachstum und Teilbarkeit für ihre elementaren Lebenseinheiten, für die Keimchen, Pangene, Biophoren etc. an.

Gehen wir jetzt noch etwas näher auf die Charakteristik unserer Bioblasten (Protomeren) ein. Obwohl Kern, Chromosomen, Zentriolen, Trophoplasten etc. individualisierte Teilkörper der Zelle sind, so wird angenommen, daß wir bei ihnen noch nicht an der Grenze der Teilbarkeit in Lebenseinheiten angekommen sind. Sie sind daher schon Aggregate von mehr oder minder zahlreichen Bioblasten. Ein Bioblast (Protomer) ist der letzte kleinste, lebende Körper der Zelle, über welchen hinaus die Teilbarkeit nicht weiter fortgesetzt werden kann, ohne die ihn charakterisierenden Eigenschaften zu zerstören. Diese aber sind, wie oben auseinandergesetzt wurde, das Vermögen der Assimilation, des Wachstums und der Vermehrung in Tochterbioblasten.

Der Bioblast ist eine Lebenseinheit, die unter der Grenze des mikroskopisch Sichtbaren liegt, dabei aber von den Atomen und Molekülen der Chemie und Physik durch seine Lebenseigenschaften (Assimilation, Wachstum und Vermehrung durch Teilung) streng unterschieden ist. Die Atome sind ja unteilbar, die Moleküle lassen sich zwar zerlegen, aber nur in Teile, welche nicht mehr die Eigenschaften des Ganzen besitzen. Ein bestimmtes Eiweißmolekül kann nicht wachsen, ohne seine Natur zu verändern; denn wenn es sich neue Atomgruppen anlagert, tritt es in neue Verbindungen ein, wodurch sein früheres Wesen aufgehoben wird, und ebensowenig kann es in zwei gleichartige Eiweißmoleküle zerfallen, da jede Teilung des Moleküls ungleichwertige Atomgruppen liefert. Daher müssen die Bioblasten zusammengesetzte Einheiten, wenigstens Molekülgruppen sein. In dieser Grundanschauung stimmen alle oben aufgeführten Forscher überein. So bemerkt SPENCER: „Es scheint nichts anderes übrig zu bleiben, als anzunehmen, daß die chemischen Einheiten sich zu Einheiten unendlich viel komplizierterer Art zusammentun, als sie selbst sind, so kompliziert sie auch sein mögen, und daß in jedem Organismus die durch eine solche weitere Verbindung hoch zusammengesetzter Moleküle erzeugten physiologischen Einheiten einen mehr oder weniger verschiedenen Charakter besitzen."

Ueber die Stellung der Bioblasten zu der Mizellarhypothese kann auf eine Bemerkung von NÄGELI selbst verwiesen werden, welche er in bezug auf DARWINS Keimchen gemacht hat: „Ebensowenig wie Moleküle, können sie einzelne Mizellen (kristallinische Molekülgruppen) sein; denn wenn diese auch als Gemenge von verschiedenen Albuminatmodifikationen ungleiche Eigenschaften besäßen, so würde ihnen doch die Fähigkeit, sich zu vermehren und neue gleiche Mizellen zu bilden, mangeln. Wir finden alle Bedingungen für die Beschaffenheit der Keimchen bloß in unlöslichen und festverbundenen Gruppen von Albuminatmizellen; nur diese können vermöge ihrer ungleichen Anordnung alle erforderlichen Eigenschaften annehmen und vermittelst Einlagerungen von Mizellen in beliebigem Maße wachsen und durch Zerfallen sich vermehren."

Was die Größe betrifft, so müssen jedenfalls die Bioblasten außerordentlich klein sein, da in dem winzigen Samenfaden alle erblichen Anlagen eines hoch zusammengesetzten Organismus vorhanden sein

Digitized by Google

müssen. NÄGELI (I 1884) hat versucht, sich auf Grund von Berechnungen eine ungefähre Vorstellung über diesen wichtigen Punkt zu machen. Er geht von der Annahme aus, daß die hypothetische Formel der Chemiker mit 72 Atomen Kohlenstoff ($C_{72}H_{106}N_{18}SO_{22}$) nicht das Eiweißmolekül darstellt, sondern ein aus mehreren Molekülen kristallinisch gebautes Mizell darstellt. Das absolute Gewicht desselben beträgt den trillionsten Teil von 3,53 mg. Das spezifische Gewicht des trockenen Eiweißes ist 1,344. Daraus folgt, daß 1 Kubikmikromillimeter nahezu 400 Millionen Mizellen einschließt. Das Volum eines solchen Mizells berechnet NÄGELI auf Grund einiger weiterer Voraussetzungen auf 0,0000000021 Kubikmikromillimeter. Unter der Voraussetzung ferner, daß die Mizellen prismatisch und bloß durch zwei Schichten von Wassermolekülen überall getrennt sind, würden auf einem Flächenraum von 0,1 Quadratmikromillimeter 25000 Mizellen Platz finden. In einem Körperchen von der Größe eines Samenfadens würde daher immerhin eine beträchtliche Menge gruppenweise vereinter Mizellen oder Bioblasten Platz haben können. Nach dieser Richtung stößt demnach die vorgetragene Hypothese der Bioblasten auf keine Schwierigkeiten; sie läßt sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

Wie Pflanzen und Tiere sich in Milliarden und aber Milliarden von Zellen zerlegen lassen, so ist die Zelle selbst wieder aus sehr zahlreichen elementaren Lebenseinheiten aufgebaut, die unter dem mikroskopisch Sichtbaren liegen, voneinander chemisch verschieden sind, hier das Protoplasma und seine zahlreichen Differenzierungsprodukte, dort den Kern, die Kernmembran, die Lininfäden, die Chromosomen, die Nukleolen usw. bilden, und dabei als integrierte Teile eines Organismus in organischen Beziehungen zueinander stehen. „Wie die Physik und die Chemie auf die Moleküle und die Atome zurückgehen, so haben die biologischen Wissenschaften zu diesen Einheiten durchzudringen, um aus ihren Verbindungen die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären" (DE VRIES).

Von den im letzten Abschnitt entwickelten Gedankengängen hat sich auch HEIDENHAIN bei Abfassung seines 1907 erschienenen, vortrefflichen Werkes über Plasma und Zelle leiten lassen; er ist gleich uns fest davon überzeugt, daß die Erschließung der Metastruktur der lebendigen Masse, die Zerlegung der Zelle in ultra- (oder meta-)mikroskopische, elementare Lebenseinheiten ein unabweisbares Bedürfnis geworden ist, und daß die gesamte Biologie auf der ganzen Linie diesem Ziele zuzustreben im Begriffe ist. Dem Namen Bioblasten, welchen ich für die assimilierende, wachsende und sich teilende, kleinste, unsichtbare Lebenseinheit gebrauche, zieht er das von ihm neu geschaffene Wort Protomer vor und bespricht daher am Schluß der ersten Abteilung seines Werkes (I 1907) die Theorie der kleinsten Teilkörper als „die Protomerentheorie". Die zu ihren Gunsten in scharfsinniger Weise von ihm geltend gemachten Gesichtspunkte sind im allgemeinen dieselben, wie sie auf den vorausgehenden Seiten kurz zusammengestellt wurden. Auch für ihn beruht die Organisation der lebenden Masse und der Zelle in histologischem Sinne auf einer Architektonik, welche sich aus einer Aneinanderreihung der Protomeren zu einem Gefüge ergibt, das den mannigfachen funktionellen Ansprüchen genügt. „Architektonik, das ist jener kunstreiche Bau, von welchem BRÜCKE (1862) sprach und von welchem er vermutet, daß er aus kleinsten, nicht sichtbaren Werkstücken zusammengefügt sei."

Digitized by Google

VIERTES KAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

Die Grundrätsel des Lebens, welche Pflanzen und Tiere darbieten, treten uns auch schon in der einfachen Zelle entgegen. Wie der zusammengesetzte ganze Organismus, hat auch jede einzelne Zelle ihr eigenes Leben. Wollen wir daher noch tiefer in das Wesen von Protoplasma und Kern eindringen, so müssen wir uns vor allen Dingen noch mit dem Wichtigsten von allem, mit ihren Lebenseigenschaften, bekannt machen. Das Leben aber, auch das Leben des allereinfachsten Elementarorganismus, ist ein außerordentlich zusammengesetztes und schwer definierbares Phänomen; es äußert sich, im allgemeinen ausgedrückt, darin, daß die Zelle kraft ihrer eigenen Organisation und unter den Einflüssen der Außenwelt beständig Veränderungen erfährt und Kräfte entfaltet, wobei ihre organische Substanz auf der einen Seite unter bestimmten Kraftäußerungen beständig zerstört, auf der anderen Seite wieder neu erzeugt wird. Auf dem beständigen Ineinandergreifen organischer Zerstörung und organischer Neubildung beruht, wie CLAUDE BERNARD (I 1885) sich ausdrückt, der ganze Lebensprozeß.

Am zweckmäßigsten läßt sich dieses komplizierteste aller Phänomene in vier verschiedene Gruppen von Erscheinungen zerlegen. Jeder einzelne Elementarorganismus zeigt uns nämlich vier verschiedene Grundfunktionen oder Grundeigenschaften, in denen sich sein Leben zu erkennen gibt:

1) er kann sich ernähren, Stoffe aufnehmen, umwandeln und wieder abgeben; dabei formt er Substanzen, welche zum Wachstum, zur Gewebebildung und für spezifische Leistungen des Lebens dienen;
2) er kann seine Form verändern und Bewegungen ausführen;
3) er reagiert auf bestimmte Reize der Außenwelt in verschiedener Weise, ist mithin reizbar;
4) endlich kann er sich durch Fortpflanzung vermehren.

Die Lebenseigenschaften besprechen wir daher in sechs Kapiteln in folgender Reihenfolge:

1) den Stoffwechsel und die formative Tätigkeit (Kap. IV),
2) die Bewegungserscheinungen (Kap. V),
3) die Reizerscheinungen (Kap. VI und VII),
4) die Fortpflanzung (Kap. VIII und IX).

Daran schließen sich noch Kapitel über die Wechselwirkungen von Protoplasma und Kern (Kap. X) und über den Befruchtungsprozeß (Kap. XI und XII).

Digitized by Google

I. Stoffwechsel und formative Tätigkeit.

Allgemeine Charakteristik.

Die lebende Zelle besitzt ihren eigenen Stoffwechsel; sie nimmt Nahrungssubstanzen auf, verändert sie, fügt einige Bestandteile derselben ihrem Körper ein, während sie andere wieder nach außen abgibt; sie gleicht einem kleinen, chemischen Laboratorium, in welchem fast fortwährend die verschiedenartigsten chemischen Prozesse vor sich gehen und auf der einen Seite hochmolekulare Stoffe von komplizierter Zusammensetzung gebildet, auf der anderen Seite wieder zerstört werden. Die lebende Substanz befindet sich, um so mehr, je intensiver der Prozeß des Lebens ist, in einer beständigen Selbstzersetzung und einer mit ihr Schritt haltenden Neubildung. In dem Chemismus der Zelle sind daher zwei Hauptphänomene auseinander zu halten, die Phänomene der regressiven und der progressiven Stoffmetamorphose oder, wie CLAUDE BERNARD (I 1885) sich ausdrückt, les phénomènes de destruction et de création organique, de décomposition et de composition.

Bei ihrer Zerstörung wird die lebendige Substanz durch eine Reihe meist unbekannter Zwischenstufen in einfachere chemische Verbindungen übergeführt. Kohlensäure und Wasser sind die einfachsten Endprodukte dieser Reihe. Hierbei wird Spannkraft (potentielle Energie) in lebendige Kraft (kinetische Energie) umgewandelt. Intramolekulare Wärme wird frei und bildet die lebendige Kraft, die zur Hervorbringung der Arbeitsleistungen des Zellkörpers die Vorbedingung ist.

Wie außerordentlich groß die Zersetzbarkeit der Lebenssubstanzen ist, geht schon daraus hervor, daß der geringste Anstoß oft genügend ist, große Umsetzungen und Arbeitsleistungen in den Zellkörpern hervorzurufen. „Sind es nicht", bemerkt PFLÜGER (IV 1875, 1878), „wahrhaft verschwindend kleine lebendige Kräfte, die, in einem Lichtstrahl wirkend, die gewaltigsten Wirkungen in der Retina und dem Gehirn hervorrufen? Wie ganz minimal sind die lebendigen Kräfte der Nerven, wie ganz wunderbar klein die Mengen gewisser Gifte, die ein großes lebendiges Tier total vernichten."

Bei der Neubildung lebender Substanz oder der progressiven Metamorphose werden zum Ersatz des Verbrauchten neue Stoffe von außen aufgenommen, dem Körper einverleibt und in neue chemische Verbindungen übergeführt; bei diesen Arbeitsleistungen wird wieder Wärme in mehr oder minder hohem Grad gebunden und in Spannkraft umgewandelt. Die wieder gebundene Wärme kann teils von der bei den Zersetzungsprozessen frei werdenden intramolekularen Wärme herrühren, teils rührt sie, wie der Hauptsache nach in Pflanzen, von der belebenden Wärme der Sonnenstrahlen her, durch welche ein großes Quantum lebendiger Kraft der Organismenwelt zugeführt und im Protoplasmakörper in Spannkraft umgesetzt wird. Die von außen aufgenommenen Substanzen und die der Sonne entströmende Wärme stellen das Betriebsmaterial und die Betriebskraft dar, durch welche der in Wechsel von Selbstzersetzung und Selbstneubildung sich abspielende Lebensprozeß in letzter Instanz unterhalten wird.

Nach der Definition von PFLÜGER ist „der Lebensprozeß die intramolekulare Wärme höchst zersetzbarer und durch Dissoziation — wesentlich unter Bildung von Kohlensäure und Wasser und amidartigen Körpern — sich zersetzender Eiweißmoleküle, welche sich fortwährend regenerieren und auch durch Polymerisierung wachsen".

Digitized by Google

Trotz großer Verschiedenartigkeit des Stoffwechsels in den einzelnen Organismen gibt es doch eine Reihe von fundamentalen Prozessen, welche der gesamten organischen Natur gemeinsam sind und sich im niedrigsten, einzelligen Wesen ebenso abspielen wie im Körper der Pflanzen und Tiere, so daß sich auch in ihnen die Einheit der ganzen organischen Natur offenbart. Eine Uebereinstimmung macht sich namentlich in folgenden drei Punkten geltend:

1) Jede pflanzliche und tierische Zelle atmet, d. h. sie nimmt aus ihrer Umgebung Sauerstoff nach Bedürfnis auf und verbrennt mit seiner Hilfe Kohlenhydrate und Eiweißsubstanzen ihres eigenen Körpers; bei diesem Verbrennungsprozeß werden als letzte Endprodukte Kohlensäure und Wasser gebildet.

2) In beiden organischen Reichen treten in großer Zahl entsprechende Substanzen im Stoffwechsel auf, wie Pepsin, Diastase, Myosin, Xanthin, Sarzin, Zucker, Inosit, Dextrin, Glykogen, Milchsäure, Ameisensäure, Essig- und Buttersäure.

3) In beiden Reichen sind manche Prozesse, durch welche komplizierte chemische Verbindungen dargestellt werden, identisch oder wenigstens sehr ähnlich und unterscheiden sich wesentlich von den Verfahren, durch welche der Chemiker imstande ist, eine Anzahl organischer Verbindungen auf synthetischem Wege darzustellen. Beim Chemismus der Zelle sowohl der Pflanzen wie der Tiere spielen Fermente eine große Rolle, Diastase, Pepsin, Trypsin etc. Darunter versteht man organische Stoffe, welche, in der lebenden Zelle erzeugt, in außerordentlich geringer Menge eine große chemische Wirkung entfalten und ohne selbst in nennenswertem Maße dabei verbraucht zu werden, hier Kohlenhydrate, dort Eiweißkörper in charakteristischer Weise chemisch verändern können. „Le chimisme du laboratoire est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que le chimistre a créés, et le chimisme de l'être vivant est exécuté à l'aide d'agents et d'appareils que l'organisme a créés" (CLAUDE BERNARD I 1885).

Im folgenden werden wir die einzelnen Erscheinungen des Stoffwechsels, besonders von biologischer Seite, näher betrachten, ohne dabei auf die meist sehr verwickelten und großenteils noch unbekannten chemischen Prozesse einzugehen. Wir können im Verlauf des Stoffwechsels drei Stadien unterscheiden, die Stoffaufnahme, die im Innern des Protoplasma erfolgende Stoffumsetzung und die Stoffabgabe. Das erste und das letzte dieser Stadien wollen wir gemeinsam, alsdann das zweite für sich allein besprechen.

I. Die Stoffaufnahme und Stoffabgabe der Zellen.

Alle Zellen nehmen sowohl Gase als auch Stoffe in flüssigem oder gelöstem und daher diffusionsfähigem Zustand in sich auf; manche Zellen endlich benutzen als Nahrung auch Körper von festem Aggregatzustand. Die drei Reihen von Erscheinungen verlangen eine gesonderte Besprechung.

1. Die Aufnahme und Abgabe gasförmiger Stoffe.

In gasförmigem Zustand können die verschiedenartigsten Stoffe vom Protoplasma aufgenommen werden: Sauerstoff, Stickstoff, Wasserstoff, Kohlensäure, Kohlen- und Stickoxyd, Ammoniak-, Chloroform-, Aetherdämpfe u. dgl. m.

Digitized by Google

Von allgemeiner Bedeutung für den Stoffwechsel ist indessen nur die Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure, besonders von dem ersten. Ohne Aufnahme von Sauerstoff, welchen Vorgang man die Atmung nennt, kein Leben! Sauerstoffatmung ist mit wenigen Ausnahmen (anaërobe Bakterien etc.) eine Fundamentaleigenschaft aller Lebewesen; sie ist für die Stoffwechselprozesse, auf denen das Leben beruht, und bei denen oxydative Spaltung hochmolekularer Verbindungen die lebendigen Kräfte liefern muß, unbedingt notwendig. Mangel an Sauerstoff bringt in der Regel sehr rasch die Funktionen der Zelle, die Reizbarkeit, die Bewegungsfähigkeit etc. zum Stillstand; schließlich führt er mit Notwendigkeit den Tod herbei.

Eine scheinbare Ausnahme von dem fundamentalen Prozeß der Atmung scheinen manche Gärungsorganismen, die Spalt- und Sproßpilze, zu machen. Denn sie können bei vollständigem Abschluß von Sauerstoff in einer geeigneten Nährflüssigkeit wachsen und sich vermehren. In diesem Falle wird der für die Oxydationsvorgänge im Protoplasma erforderliche Sauerstoff und die Betriebskraft für den Lebensprozeß durch Zerlegung von Gärmaterial gewonnen. Ebenso leben Darmparasiten in einer ziemlich sauerstofffreien Umgebung durch Spaltung von Verbindungen des ihnen im Ueberschuß gebotenen Nahrungsbreies (Bunge IV 1888).

Welche Rolle spielt der Sauerstoff bei seiner Aufnahme in die Zelle? Früher glaubte man, daß der Sauerstoff auf die lebende Materie direkt oxydierend einwirke, daß er, wie man sich bildlich ausdrückte, einen Verbrennungsprozeß im Körper hervorrufe, durch welchen Wärme geliefert werde. Der Vorgang ist jedenfalls ein komplizierterer; vor allen Dingen gehen die Kräfte, welche zur Bindung des Sauerstoffs führen, von der lebenden Substanz selbst aus. In dem Protoplasma, diesem Aggregat eigentümlicher Eiweißkörper und ihrer Derivate, in welchem außerdem noch Fette und Kohlenhydrate als Einlagerungen enthalten sind, finden, durch geringfügige Einwirkungen veranlaßt, beständig molekulare Umlagerungen und Umgruppierungen von Atomen, unter diesen auch Zersetzungen und Dissoziationen, statt. „Hierbei entwickeln sich in vielen Spaltprodukten fortdauernd auch Affinitäten zum freien Sauerstoff (oxydative Spaltung) und ziehen ihn auf diese Weise in den Stoffwechsel mit hinein" (Pflüger IV 1875, 1878). So entstehen bei der Atmung auf Kosten der organischen Substanz sauerstoffreichere Verbindungen und durch ihre fortgesetzte Spaltung und Oxydation schließlich Kohlensäure und Wasser, die wichtigsten Endprodukte des unter Sauerstoffatmung einhergehenden Zersetzungsprozesses der lebenden Substanz. Es gilt dies wie für jede tierische, so auch für jede pflanzliche Zelle.

Wenn man Pflanzenzellen, die keine Chlorophyllkörner enthalten, deren Protoplasma aber lebhaft strömt (Staubfadenhaare der Tradescantia), in einen Tropfen reinen Olivenöls legt, so verlangsamt sich infolge des behinderten Zutritts von Sauerstoff die Bewegung und hört bald ganz auf. Dasselbe geschieht, wenn Pflanzenzellen in eine Wasserstoffatmosphäre gebracht werden. Zunächst sind nur die Funktionen des Protoplasma aufgehoben; wird nach Entfernung des Olivenöls oder des Wasserstoffs wieder reine Luft zugeleitet, so kehren nach einer Periode der Erholung allmählich wieder Reizbarkeit und Bewegung zurück. Bei längerer Entziehung des Sauerstoffs aber tritt nach der Lähmung der Funktionen schließlich der Tod des Protoplasma unter Trübung, Gerinnung und Zerfall ein.

Ebenso atmet jede tierische Zelle. Wenn ein bebrütetes Hühnerei in den Anfangsstadien seiner Entwicklung, wo es aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt ist, in eine Kohlensäureatmosphäre gebracht wird, oder wenn man die poröse Kalkschale mit Oel durchtränkt, so daß ein Gasaustausch zwischen Keim und Luft nicht mehr stattfinden kann, so stirbt es in wenigen Stunden ab. Der bei dem Menschen durch die Lungen aufgenommene Sauerstoff dient dazu, um das Sauerstoffbedürfnis aller in den verschiedenen Geweben unseres Körpers enthaltenen Zellen zu befriedigen. Diesen Vorgang bezeichnet man in der Tierphysiologie als die innere Atmung im Gegensatz zur Aufnahme des Sauerstoffs durch die Lunge oder zur Lungenatmung.

Im ganzen Organismenreich ist der Atmungsprozeß mit Kohlensäureabgabe und mit Wärmebildung verbunden. Es ist dies ein einfaches chemisches Gesetz: „Wie bei jeder anderen Verbrennung von Kohlenstoff und Wasserstoff zu Kohlensäure und Wasser muß auch bei der Atmung ein bestimmtes Quantum von Wärmebewegung erzeugt werden“ (Sachs I 1882). Ebensogut wie die tierischen, atmen daher auch die pflanzlichen Zellen Kohlensäure aus und erzeugen Wärme. Bei Pflanzen ist Wärmebildung am leichtesten an lebhaft wachsenden Teilen nachzuweisen, an keimenden Samen, besonders deutlich aber an den Blütenkolben der Aroideen. Diese können sich zuweilen bis 15° C und mehr über die Temperatur der Umgebung erwärmen (Pfeffer I 1897, Bd. II, p. 837).

Bei der Atmung wird die Größe ihres Sauerstoffverbrauches durch die lebende Zelle selbst reguliert. Sie wird einfach bedingt durch das Maß ihrer funktionellen Tätigkeit, die mit einer entsprechend großen Zersetzung organischer Substanz einhergeht. Eine unbefruchtete Eizelle atmet sehr geringe Quantitäten von Sauerstoff ein, desgleichen ein ruhender Pflanzensamen; wenn aber die Eizelle befruchtet wird und der Zellenteilungsprozeß in lebhaftem Gange ist, oder wenn der Pflanzensamen keimt, dann wächst die Sauerstoffaufnahme. Sie ist eine Funktion des in Lebenstätigkeit begriffenen Protoplasma (Sachs). Hieraus erklärt sich auch leicht die Erscheinung, daß die Sauerstoffaufnahme in die lebende Zelle „innerhalb weiter Grenzen vollkommen unabhängig von dem Partialdruck des neutralen Sauerstoffs ist“ (Pflüger).

Um das Kapitel der Atmung abzuschließen, ist noch auf eine wichtige Erscheinung einzugehen. Auch bei Abwesenheit von Sauerstoff können die Zellen bald kürzere, bald längere Zeit Kohlensäure ausatmen und Wärme erzeugen. Keimpflanzen in ein Torricellisches Vakuum gebracht, fahren fort, Kohlensäure auszuhauchen, in den ersten Stunden wie normal, dann in allmählich geringer werdender Quantität. Frösche lassen sich nach den Versuchen von Pflüger in dem sauerstofffreien und mit Stickstoff gefüllten Raum einer Gasglocke viele Stunden am Leben erhalten und atmen in dieser Zeit eine ziemlich beträchtliche Quantität von Kohlensäure aus: — Beide Versuche lehren, daß in der Zelle eine Zeitlang auch ohne unmittelbaren Zutritt von Sauerstoff bloß durch Zersetzung organischer Substanz Kohlenstoff- und Sauerstoffatome zur Bildung von Kohlensäure zusammentreten können. Man bezeichnet diesen Vorgang als intramolekulare Atmung. Solange dieselbe anhält, lebt die Zelle und bleibt, wenn auch mit stetig abnehmender Energie, reizbar und funktionsfähig, indem sie einen Teil des Sauerstoffs, der in ihren eigenen Substanzen gebunden ist, als Betriebskraft ge-

braucht. Bei länger fortgesetzter Entziehung des Sauerstoffs tritt aber immer der Tod ein.

Zu der Gärung, bei welcher Gärungserreger auch ohne Sauerstoffzutritt wachsen und sich vermehren und Kohlensäure produzieren, bietet die intramolekulare Atmung Vergleichspunkte dar, auf welche besonders PFEFFER (I 1885) aufmerksam gemacht hat.

Während die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure Anfang und Ende einer Reihe komplizierter Prozesse bezeichnen, welche hauptsächlich der regressiven Metamorphose oder der Zerstörung organischer Substanz angehören, bietet uns die Aufnahme und Verarbeitung der Kohlensäure in der Zelle einen Einblick in den entgegengesetzten Prozeß, in den Prozeß der progressiven Metamorphose oder der Erzeugung organischer Substanz. Im Unterschied zur Atmung nennt man diesen Vorgang die Kohlenstoffassimilation (PFEFFER I 1897).

Sauerstoffatmung und Assimilation von Kohlensäure treten in jeder Beziehung in einen Gegensatz zueinander. Jene ist eine fast dem ganzen Organismenreich angehörige, fundamentale Erscheinung, diese dagegen zeigt sich nur auf das Pflanzenreich beschränkt, und auch hier ist sie keine Eigenschaft aller, sondern nur solcher Zellen, die in ihrem Protoplasma Blattgrün oder Blattgelb (Chlorophyll oder Xanthophyll) enthalten. Sauerstoffatmung führt zu oxydativen Zersetzungsprozessen, Kohlensäureassimilation dagegen zur Reduktion der Kohlensäure und zur Synthese hochmolekularer, organischer Substanzen. Es sind dies Kohlenhydrate; unter ihnen ist namentlich wegen ihrer weiten Verbreitung in den pflanzlichen Geweben die Stärke von Wichtigkeit; entstanden durch eine Reihe vorausgegangener synthetischer Prozesse, findet sie sich in Form kleiner Körnchen in den grünen Pflanzenteilen (Chlorophyllkörnern und Chlorophyllbändern) abgelagert.

Bei der Assimilation der Kohlensäure sind die einzelnen Phasen der in der Pflanzenzelle stattfindenden synthetischen Prozesse noch in Dunkel gehüllt. Nur so viel läßt sich sagen: Kohlensäure und Wasser bilden das Ausgangsmaterial für die Synthese; dabei entsteht durch Reduktion von Kohlensäure und Wasser Sauerstoff und wird als Gas reichlich abgeschieden. Der Prozeß findet im Protoplasma nur bei Gegenwart von Chlorophyll statt, außer welchem auch noch andere chemische Körper beteiligt sein können. Endlich kann die Kohlensäureassimilation nur im Licht vor sich gehen. Denn um den Sauerstoff aus der Kohlensäure und dem Wassermolekül freizumachen, ist Wärme notwendig. Auch hierin stehen sich Kohlensäureassimilation und Sauerstoffatmung gegenüber; hier wird durch Oxydation, die ein Verbrennungsprozeß ist, Wärme erzeugt und lebendige Kraft frei gemacht, dort wird zu der Reduktion der Kohlensäure Wärme verbraucht und als Spannkraft in den Assimilationsprodukten gebunden. Die für diesen Prozeß erforderliche Wärme liefert das Sonnenlicht.

Wenn man eine Wasserpflanze in kohlensäurehaltiges Wasser bringt und in die Sonne stellt, so sieht man alsbald zahlreiche kleine Luftblasen aufsteigen, die, unter einer Glocke gesammelt, bei einer chemischen Analyse zeigen, daß sie hauptsächlich aus Sauerstoff bestehen. Der Abscheidung des Sauerstoffs entsprechend, wird gleichzeitig aus dem Wasser Kohlensäure entnommen und zu Kohlenhydraten verarbeitet.

Digitized by Google

Der Vorgang der Assimilation ist im Lichte ein so lebhafter, daß neben ihr die Sauerstoffatmung und Kohlensäureabgabe, welche gleichzeitig stattfindet, und zur Unterhaltung des Lebensprozesses absolut notwendig ist, sehr geringfügig erscheint, vollständig in den Hintergrund tritt und daher auch in früherer Zeit ganz übersehen wurde. Dagegen stellen Pflanzen, die ins Dunkle gebracht werden, sofort die Sauerstoffabscheidung und nicht minder auch die Kohlensäureaufnahme ein, fahren aber im Dunkeln, ebenso wie belichtete Pflanzen, nach wie vor zu atmen fort. Das Gas, das jetzt, freilich in viel geringerer Quantität als in obigem Versuch, ausgeschieden wird, ist Kohlensäure.

Auf einen interessanten Unterschied, der zwischen Sauerstoffatmung und Kohlensäureassimilation bei den Pflanzen besteht, hat Claude Bernard (I 1885) hingewiesen. Er hat Wasserpflanzen durch Chloroform in Narkose versetzt (vgl. auch Kap. VII chemische Reize) und gefunden, daß sie jetzt im Sonnenlicht keinen Sauerstoff mehr ausscheiden. Wie in der Narkose die Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit des Protoplasma (siehe Kap. VI), so wird in ihr auch die Chlorophyllfunktion, die Fähigkeit, auf synthetischem Wege aus Kohlensäure und Wasser Stärke zu bilden, absolut aufgehoben; doch kehrt sie wieder zurück, wenn die Pflanze in reines Wasser gebracht wird. Noch bemerkenswerter aber ist bei diesem Versuch, daß während der Narkose die Atmung unter Abscheidung von Kohlensäure weiter vor sich geht. Dieser Unterschied ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Sauerstoffatmung und die mit ihr verbundenen Zersetzungen mit dem ganzen Lebensprozeß in einem viel innigeren Zusammenhang stehen und daher erst mit dem Leben der Zelle ganz erlöschen. Ehe aber durch Narkose der Tod der Zelle herbeigeführt wird, werden schon längere Zeit zuvor die Funktionen der Zelle gelähmt, unter ihnen auch die Chlorophyllfunktion.

2. Die Aufnahme und Abgabe flüssiger Stoffe.

Die meisten Substanzen, welche dem Stoffwechsel dienen, werden von den Organismen in gelöstem Zustand aufgenommen. Von Einzelligen und von Wasserpflanzen werden sie aus der ihnen zum Aufenthalt dienenden Flüssigkeit, von den Landpflanzen mit Hilfe ihrer Wurzeln aus dem von Wasser durchtränkten Boden bezogen. Dagegen ernähren sich die Zellen der höheren Tiere durch Aufnahme gelöster Substanzen aus Flüssigkeitsmedien, die bei ihnen in Hohlräumen ihres eigenen Körpers durch komplizierte Einrichtungen erst gebildet werden müssen. Diese Flüssigkeitsmedien sind der Chymusbrei des Darmkanals, das Blut, der Chylus und die Lymphe. Sie spielen für die tierische Zelle dieselbe Rolle, wie Wasser und Bodenfeuchtigkeit mit den in ihnen gelösten Substanzen für niedere Organismen und für Pflanzen.

Gegenüber veralteten Anschauungen der Physiologie, nach denen die hauptsächlichen Stoffwechselprozesse in die Säfte des Körpers verlegt wurden, kann nicht scharf genug der Satz hervorgehoben werden: Die Zellen sind die Herde der Stoffaufnahme, Abgabe und Umsetzung. Die Säfte dienen nur dazu, den Zellen das Nahrungsmaterial in gelöster Form darzubieten und die Zerfallsprodukte des Stoffwechsels wieder abzuführen. Zwischen den Zellen und dem sie umspülenden Medium bestehen die kompliziertesten Wechselbeziehungen physikalischer und chemischer Art. Ihre Erforschung gehört zu den schwierigsten Aufgaben, auf die hier

Digitized by Google

nur zum kleinsten Teil eingegangen werden kann. Jede Zelle ist in ihrer ganzen Organisation an das umgebende Medium auf das genaueste angepaßt. Wenn in seiner Konzentration oder Zusammensetzung irgendwie erhebliche Veränderungen plötzlich eintreten, führen sie den Tod der Zelle unter Verquellung oder Schrumpfung oder Gerinnung des Protoplasma herbei; doch können in manchen Fällen größere Veränderungen auch dauernd ertragen werden, vorausgesetzt, daß die verschiedenen Zustände allmählich und in längerer Zeit ineinander übergehen, wodurch es den Zellen möglich gemacht wird, sich in ihrer Organisation für die anderen Bedingungen einzurichten. So können Süßwasseramöben an einen Aufenthalt im Salzwasser gewöhnt werden. Meertiere können sich einer niederen und höheren Konzentration im Salzgehalt anpassen. Wahrscheinlich besteht die Anpassung darin, daß ein Ausgleich zwischen der im Protoplasmakörper eingeschlossenen Flüssigkeit und der Umgebung stattfindet.

Da bei den Wirbeltieren sich die vom Gewebssaft umspülten Zellen unter außerordentlich künstlichen Bedingungen befinden, ist es schwierig, kleine Gewebsteile nach ihrer Abtrennung vom übrigen Körper auch nur kürzere Zeit am Leben zu erhalten. Denn auch die Gewebssäfte verändern sich fast sofort, wenn sie nicht mehr dem lebenden Körper angehören. Daher können Blutserum, Augenwasser, Fruchtwasser, Jodserum oder künstlich zusammengesetzte ähnliche Gemische kaum als indifferente Zusatzflüssigkeiten zur Untersuchung der Gewebe im Zustand des Ueberlebens bezeichnet werden; denn einen Ersatz für die natürlichen Bedingungen bieten sie selbstverständlich nur annäherungsweise.

Wenn man genauer das Verhältnis untersucht, in welchem die lebende Zelle zu der sie umspülenden Flüssigkeit steht, muß man sich in erster Linie vor der Vorstellung hüten, als ob sie von der Flüssigkeit einfach durchtränkt werde. Eine solche Vorstellung würde eine durchaus verfehlte sein. Im Gegenteil stellt jede Zelle eine in sich abgeschlossene Einheit dar, welche aus dem Flüssigkeitsgemisch einige Stoffe mehr, andere minder reichlich in ihr Inneres aufnimmt, andere auch ganz abweist. Verschiedene Zellen können sich in allen diesen Beziehungen sehr ungleich verhalten; mit einem Wort, *die Zellen treffen unter den ihnen dargebotenen Stoffen gewissermaßen eine Auswahl.*

Ein solches, oft sehr verschiedenartiges Wahlvermögen ist sehr leicht nachzuweisen: Unter den niedersten einzelligen Organismen bilden sich einige ein Skelett aus Kieselsäure, andere aus kohlensaurem Kalk. Gegen beide Stoffe, die in geringen Mengen im Wasser gelöst vorkommen, zeigen sie demnach ein ganz entgegengesetztes Wahlvermögen, das in der Bildung der Kreide und der aus Kieselschalen bestehenden Erdschichten zu einem großartigen Gesamtresultat geführt hat. Ebenso nehmen die Zellen verschiedener Pflanzen, die in demselben Wasser unter gleichen Bedingungen nebeneinander gedeihen, sehr verschiedene Salze und in ungleichen Mengen in sich auf. Man kann die hier vorkommenden relativen Verhältnisse leicht berechnen, wenn man die Pflanzen trocknet, verbrennt und die Gesamtasche in Prozenten der Trockensubstanz und die einzelnen Aschenbestandteile wieder in Prozenten der Reinasche ausdrückt. So führte die Aschenuntersuchung von Fucusarten, die an der Westküste von Schottland gesammelt wurden, zu folgenden Ergebnissen, welche PFEFFER (I 1881) in seiner Pflanzenphysiologie tabellarisch zusammengestellt hat:

Digitized by Google

	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
Reinasche Proz.	13,89	14,51	13,89	18,64
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe_2O_3	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

Ueberhaupt lehren die Meerespflanzen am besten, in wie ungleichem Maße sie aus dem Gemenge von Salzen, das ihnen das Meereswasser bietet, das ihnen zum Leben Notwendige entnehmen. Denn vom Kochsalz, das etwa zu 3 Proz. gelöst ist, speichern die Zellen nur wenig in sich auf, dagegen relativ viel größere Mengen von Kalium-, Magnesium- und Calciumsalzen, die im Meerwasser nur in Spuren vorhanden sind. Und ebenso gestalten sich sehr verschieden die Aschenanalysen der auf demselben Boden nebeneinander gedeihenden Landpflanzen.

Zu demselben Ergebnis führt die Stoffwechseluntersuchung des tierischen Körpers. Nur bestimmte Zellen haben die Neigung, sich der Kalksalze zu bemächtigen, die in kaum nachweisbaren Mengen in der Säftemasse des Körpers enthalten sind, und sie im Knochengewebe aufzuspeichern; bestimmte Zellgruppen des Nierengewebes bemächtigen sich der im Blutstrom zirkulierenden, zur Harnbildung dienenden Stoffe; andere Zellen des Körpers wieder stapeln Fette in sich auf usw. Die Faktoren, die bei der Aufnahme und Nichtaufnahme von Stoffen mitsprechen, entziehen sich zurzeit fast ganz unserer Beurteilung. Doch ist jedenfalls der Nutzen, den ein Stoff für den Haushalt der Zelle bietet, durchaus nicht immer das Entscheidende. Zellen bemächtigen sich auch direkt schädlicher oder vollkommen nutzloser Stoffe. In dieser Beziehung ist die sehr verschiedenartige Aufnahme der Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen sehr lehrreich. (Pfeffer IV 1886.) Während Lösungen von Methylenblau, Methylviolett, Cyanin, Bismarckbraun, Fuchsin, Safranin aufgenommen werden, ist dies nicht der Fall mit Lösungen von Nigrosin, Anilinblau, Eosin, Kongorot etc. Ueber Aufnahme oder Nichtaufnahme kann, nach der Angabe von Pfeffer, welcher eingehende Studien hierüber angestellt hat, nur die empirische Erfahrung entscheiden.

Das ungleiche Verhalten verschiedener Zellen gegenüber chemischen Stoffen, welches man als die spezifische Affinität oder Avidität bezeichnen kann, hat Ehrlich in konsequenter Weise zur Grundlage seiner Chemotherapie gemacht. Er stellt sich vor, daß die Affinität oder Avidität der Zelle auf besonderen, in ihr vorhandenen chemischen Gruppierungen beruht, durch welche sie andere mit ihr in Berührung kommende Stoffe bindet oder verankert. Er bezeichnet diese Gruppierungen als Chemorezeptoren. Je mehr eine Zelle mit solchen ausgestattet ist, um so zahlreichere Angriffsstellen besitzt sie zu anderen chemischen Körpern.

Bei Krankheiten, die auf dem Eindringen fremder parasitischer Zellen, wie der Malariaplasmodien, der Trypanosomen, der Spirochäten,

Digitized by Google

der Recurrensspirillen etc. beruhen, ist es Aufgabe der Chemotherapie, Stoffe ausfindig zu machen, zu denen die Parasiten eine besondere Avidität, also besondere Chemorezeptoren zu ihrer Verankerung besitzen und durch deren Bindung sie zugleich geschädigt oder abgetötet werden. Damit diese Stoffe aber als wirkliche Heilmittel Verwendung finden können, ist es notwendig, daß zwischen ihnen und den Zellen des tierischen Körpers, in welchen die Parasiten eingedrungen sind, eine geringere oder gar keine Affinität besteht, damit der Kranke nicht selbst geschädigt wird.

Es kommt also, um eine Heilwirkung zu erzielen, darauf an, ob die benutzten chemischen Stoffe eine größere Avidität zum Parasiten oder zu den Körperzellen, oder wie sich EHRLICH ausdrückt, eine größere Parasitropie oder Organotropie zeigen. Das distributive Moment wird somit für den Heilerfolg der Chemotherapie entscheidend.

Um das Verhältnis an einem Beispiel zu erläutern, so werden durch Arsenverbindungen (Salvarsan) sowohl bestimmte einzellige Parasiten, als auch Organe der höheren Tiere geschädigt. Beide sind mit Chemorezeptoren für Arsen ausgerüstet. „Injiziert man also einer mit Trypanosomen infizierten Maus das betreffende arsenhaltige Heilmittel, so wird eine Verteilung des Arsenikals zwischen dem Parasiten und dem Organismus eintreten. Ueberwiegt die Aufnahmefähigkeit der Parasiten, so werden dieselben im Organismus abgetötet werden; findet das Gegenteil statt, so wird eine Abtötung der Parasiten nicht erfolgen. Der kurative Erfolg stellt wieder im normalen Heilversuch den Ausdruck des Differentials zweier Aviditäten dar", d. h. um einen Heileffekt zu erzielen, muß man einer trypanosomenkranken Maus ein Arsenikal injizieren, das in einer für Trypanosomen tödlichen Dosis den Organismus der Maus nicht mehr schädigt.

Als parasitrope Substanzen haben sich bisher in der inneren Medizin vorzugsweise Chinin gegen Malariaplasmodien, Quecksilber und Arsenverbindungen gegen Syphilis (Spirochäten), gegen Recurrens (Recurrensspirillen), gegen Schlafkrankheit (Trypanosomen), gegen Hühnerspirillose, Frambösie etc. bewährt.

Wie die Aufnahme, wird auch die Abgabe von Stoffen gleichfalls von den besonderen Eigenschaften des lebenden Zellkörpers bestimmt. Die rot- oder blaugefärbten Zellen der Blumenblätter einer phanerogamen Blüte lassen, solange sie lebensfrisch sind, die in ihnen eingeschlossene, konzentrierte Farbstofflösung nicht in das umgebende Wasser diffundieren. Sowie indessen die Zelle abgetötet wird, beginnt der Farbstoff durch die Hautschicht des Protoplasma und dann auch durch die Zellwand durchzutreten.

Um alle diese komplizierten Verhältnisse wirklich zu verstehen, würde eine erschöpfende Kenntnis der Chemie und Physik der Zellen erforderlich sein. Denn was ich oben als ihr Wahlvermögen bezeichnet habe, wird sich in letzter Instanz zurückführen lassen auf die chemischen Affinitäten der zahlreichen Stoffe, die in den Zellkörpern vorkommen und während der Stoffwechselprozesse vorübergehend gebildet werden. Es wird sich hier ebenso verhalten wie mit der Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure, die auch nur erfolgen kann, wenn durch den Stoffwechsel chemische Affinitäten zu ihnen frei werden. Daher wird im Dunkeln von der Pflanze keine Kohlensäure aufgenommen; die Aufnahme erfolgt aber sofort, wenn durch die Einwirkung der Sonnenstrahlen der zu ihrer Bindung erforderliche chemische Prozeß angeregt wird.

Digitized by Google

Aehnliches lehrt auch die Aufnahme von Anilinfarben in die lebende Zelle. Aus sehr dünnen Lösungen von Methylenblau saugen Azolla, Spirogyra, Wurzelhaare von Lemna etc. allmählich so viel Farbstoff in sich auf, daß sie ein tiefblaues Kolorit gewinnen, wie es etwa einer einprozentigen Lösung entspricht. Das Methylenblau färbt dabei das Protoplasma selbst nicht, sondern dringt nur durch dasselbe hindurch, um sich im Zellsaft in immer konzentrierter werdender Lösung anzusammeln. Infolgedessen stirbt die Zelle selbst auch nicht ab, was der Fall sein würde, wenn das giftig wirkende Methylenblau sich in dem Protoplasma in solcher Konzentration anhäufen würde. Die Aufspeicherung im Zellsaft aber wird dadurch hervorgerufen, daß in ihm sich Stoffe vorfinden, welche eine schwer diosmierende Verbindung mit der Anilinfarbe herstellen. Als einen solchen Stoff bezeichnet PFEFFER die in Pflanzenzellen häufig vorkommende Gerbsäure. Dieselbe geht mit den Anilinfarben Verbindungen ein, die bald unlöslich sind und daher im Zellsaft als Konkremente ausgeschieden werden (Methylenblau, Methylviolett), bald mehr oder weniger löslich sind (Fuchsin, Methylorange, Tropäolin).

Auch Tiere bieten uns schöne Beispiele von Speicherung der Farbstoffe in lebenden Zellen dar. Befruchtete Seeigeleier erhalten in ganz mattgefärbten Lösungen von Methylenblau in kurzer Zeit ein mehr oder minder intensiv blaues Kolorit. (HERTWIG IV 1890.) Bei geringeren Graden der Speicherung schreitet der Furchungsprozeß, wenn auch verlangsamt, doch in normaler Weise weiter und kann bis zur Bildung der Gastrula führen. Hier ist dann der Farbstoff besonders in den Entodermzellen angehäuft, was den Schluß erlaubt, daß durch Dottermaterialien die Speicherung herbeigeführt wird.

Lebende Frosch- und Tritonlarven geben sehr schöne „vitale Färbungen“, wenn zu dem Wasser, in dem sie leben, geeignete Anilinfarben in sehr starker Verdünnung hinzugesetzt werden. OSKAR SCHULTZE (IV 1887) brachte die Larven während 5–8 Tagen in Lösungen von Methylenblau (im Verhältnis von 1 : 100 000) und erzielte so intensive Blaufärbung des ganzen Tieres. A. FISCHEL (IV 1901) verwandte zu dem gleichen Zweck das noch geeignetere „Neutralrot“, welches besser vertragen wird. Der Farbstoff findet sich nach einiger Zeit an vielen Stellen des Körpers im Protoplasma der Epithelzellen, besonders der Oberhaut in Form mikroskopisch kleinster Tröpfchen (Fig. 48 und 49) abgeschieden. OSKAR SCHULTZE und FISCHEL nehmen an, daß sich besondere Zellgranula vital gefärbt haben; HEIDENHAIN bezweifelt dies, weil auf Schnitten durch die Epidermis von konservierten, nicht vital gefärbten Amphibienlarven sich entsprechende Granula bei den verschiedensten und besten Methoden der gebräuchlichsten Schnittfärbungen nicht nachweisen lassen; er glaubt daher vielmehr, daß bei diesen vitalen Färbungen der Farbstoff in kleinen Wabenräumen des Protoplasma, die sich bei der Füllung mehr ausdehnen, aufgespeichert wird, in ähnlicher Weise wie in den Saftvakuolen pflanzlicher Zellen. Wenn die blau oder rot gefärbten Larven wieder in reines Wasser gebracht werden, so tritt nach einigen Tagen allmählich Entfärbung ein.

Wenn Indigkarmin einem Säugetier direkt ins Blut eingespritzt wird, so wird es bald sowohl von den Leberzellen, als von den Epithelien der gewundenen Harnkanälchen aufgenommen und dann weiter dort in die Gallenkapillaren, hier in die Harnkanälchen abgeschieden. (HEIDENHAIN IV 1881.) Methylenblau ins Blut gespritzt, geht mit der Substanz der Nervenfibrillen eine Bindung ein und verleiht ihnen ein dunklelblaues

Digitized by Google

Kolorit. (EHRLICH IV 1887.) Krappfarbstoff wird in der Grundsubstanz des Knochengewebes gespeichert.

Abgesehen von den chemischen Affinitäten, welche zwischen den im Zellkörper und den außerhalb desselben befindlichen Stoffteilchen bestehen, sind die physikalischen Vorgänge der Osmose für das Verständnis der Stoffaufnahme und -abgabe von der größten Bedeutung. Hier ist die größere oder geringere Durchlässigkeit der Zellmembran zu beachten in den Fällen, wo eine solche vorhanden ist. Die Zellmembran ist in der Regel für gelöste Substanzen viel durchlässiger als der Protoplasmakörper selbst. Dieser schließt sich nach außen (vgl. p. 14) durch eine Hautschicht ab, welche PFEFFER bei der Osmose die Hauptrolle spielen läßt. Soll nun ein gelöster Körper in das Protoplasma aufgenommen werden, so muß er zunächst in die Hautschicht imbibiert werden, d. h. seine Moleküle müssen sich zwischen die Plasmateilchen derselben einlagern und dann von hier weiter in das Innere abgegeben

Fig. 48.

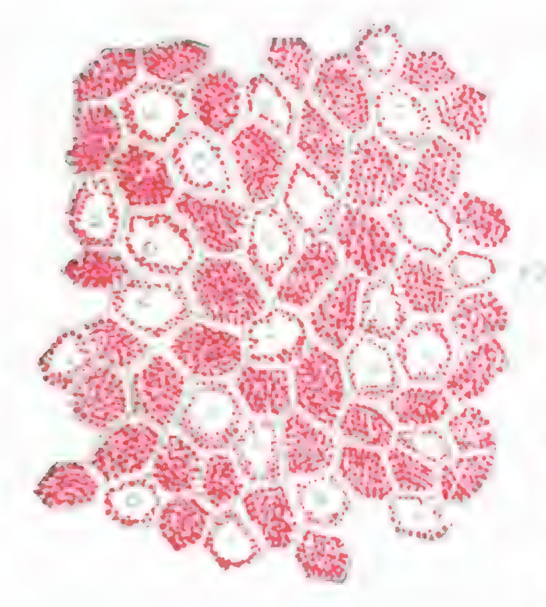


Fig. 49.

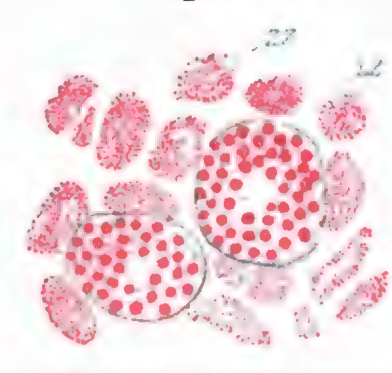


Fig. 48. **Partie aus der um die Nasenöffnung gelegenen Flimmerepithelzone von der Salamanderlarve nach Vitalfärbung mit Neutralrot.** Nach ALFRED FISCHEL. Vergr. 300.

Fig. 49. **Tiefere Schicht der Epidermis der Salamanderlarve nach Neutralrotfärbung.** Nach A. FISCHEL. *LZ* LEIDIGsche Zellen. *ZZ* Zwischenzellen.

werden. Ein gelöster Körper kann aber auch dann, wenn er selbst nicht imbibiert wird, noch eine osmotische Wirkung in der Weise hervorrufen, daß er auf das in der Zelle enthaltene Wasser eine Anziehung ausübt und so einen nach außen gerichteten Wasserstrom veranlaßt. „Das Wesen der Osmose beruht also darin, daß gleichzeitig zwei Körper nach entgegengesetzter Richtung eine Membran durchwandern, und von einem endosmotischen Aequivalent (ein Ausdruck für die Relation dieses Austausches, auf welchen vielfach zu viel Gewicht gelegt wurde) kann in jenem Falle nicht die Rede sein, in welchem nur Wasser durch eine Membran diosmiert" (PFEFFER I 1881).

Bei der Zartheit und Kleinheit der tierischen Zellen stoßen osmotische Untersuchungen auf große Schwierigkeiten. Der Gegenstand ist daher mehr von seiten der Botaniker bei den weit geeigneteren pflanzlichen Zellen untersucht und besonders durch folgende Experimente gefördert worden: Wenn Pflanzenzellen, die einen größeren Saftraum enthalten, in eine 5—20-proz. Lösung von einem geeigneten Salz oder von Zucker oder Glykose gebracht werden (Fig. 50), so verkleinern sie sich

Digitized by Google

etwas, indem Wasser von innen nach außen abgegeben wird; darauf hebt sich, wenn die Wasserentziehung weiter fortgeht, der Protoplasmaschlauch von der Zellulosehaut ab, die selbst vermöge ihrer größeren Festigkeit nicht weiter zusammenschrumpfen kann (DE VRIES IV 1877). Die Salz- oder Zuckerlösung ist also jetzt durch die Zellulosehaut hindurchgetreten und fährt fort, dem Protoplasmaschlauch weiter Wasser zu entziehen. Derselbe schrumpft daher je nach der Konzentration der Zusatzflüssigkeit auf einen immer kleineren Raum zusammen. Der in ihm eingeschlossene Saft wird dementsprechend konzentrierter. Trotz dieser unter dem Namen der Plasmolyse zusammengefaßten Veränderungen kann der Protoplasmakörper wochenlang am Leben bleiben und das Strömungsphänomen zeigen; er kann sich selbst mit einer neuen Zellhaut umgeben, verharrt aber in dem kollabierten Zustand.

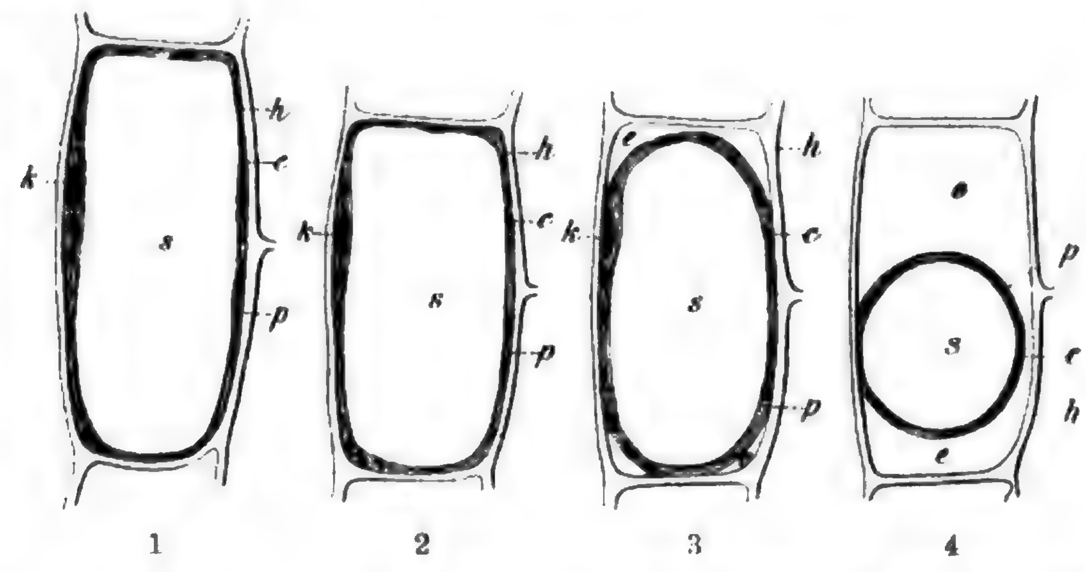


Fig. 50. Nr. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von Cephalaria leucantha. Nr. 2. Dieselbe Zelle in 4-proz. Salpeterlösung. Nr. 3. Dieselbe Zelle in 6-proz. Lösung. Nr. 4. Dieselbe Zelle in 10-proz. Lösung. Nr. 1 und 4 nach der Natur, Nr. 2 und 3 schematisch. Alle in optischem Längsschnitt. *h* Zellhaut. *p* Protoplasmatischer Wandbeleg. *k* Zellkern. *c* Chlorophyllkörner. *s* Zellsaft. *e* Eingedrungene Salzlösung. Nach DE VRIES (IV 1877).

Aus dem Verlauf der Plasmolyse kann man zwei Schlüsse ziehen: einmal, daß die Zellulosehaut für die angewandten Salzlösungen durchlässig ist, zweitens, „daß nennenswerte Mengen des gelösten Salzes durch die Plasmamembran nicht diosmieren, denn ein solches Eindringen in den Protoplasmakörper oder in den Zellsaft würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Stoffe im Innern der Plasmamembran und damit eine Volumzunahme des Protoplasmakörpers zur Folge haben" (PFEFFER).

Wenn die durch Plasmolyse schlaff gewordenen Zellen wieder vorsichtig in reines Wasser übertragen werden, so tritt jetzt der umgekehrte Prozeß ein. Die innerhalb der Zellulosemembran eingeschlossene Salz- oder Zuckerlösung etc. diffundiert in das Wasser. Ebenso dehnt sich hierauf der Protoplasmaschlauch aus, weil jetzt der in ihm enthaltene Zellsaft an osmotisch wirksamen Stoffen reicher als seine Umgebung ist und so eine entgegengesetzte Wasserströmung verursacht. Die Ausdehnung schreitet allmählich durch Wasseraufnahme so weit fort, bis sich der Protoplasmaschlauch wieder an die Zellulosemembran fest an-

gelegt hat und bis sich schließlich auch die ganze Zelle wieder zur ursprünglichen Größe gestreckt hat.

Andere Experimente haben gelehrt, daß der im Innern der Pflanzenzelle eingeschlossene Saft unter einem nicht unerheblichen, oft mehrere Atmosphären betragenden Druck steht. Derselbe bewirkt den natürlichen Turgor oder die Turgeszenz von Pflanzenteilen. Er wird dadurch hervorgerufen, daß im Zellsaft osmotisch sehr wirksame Substanzen enthalten sind, wie Salpeter, Pflanzensäuren und ihre Kalisalze, welche auf Wasser eine kräftige Anziehung ausüben (Pfeffer I 1881, de Vries IV 1877).

Somit läßt sich der den Zellsaft umschließende Protoplasmaschlauch einer dünnwandigen, sehr dehnbaren Blase vergleichen, die mit einer konzentrierten Salzlösung gefüllt ist. Wird eine solche Blase in reines Wasser gelegt, so muß die Salzlösung Wasser anziehen und dadurch einen Strom hervorrufen, der zur Folge hat, daß die Blase unter dem steigenden Druck ihres sich durch Anziehung vergrößernden Inhalts anschwillt und ihre Wand immer mehr verdünnt wird. Die Dehnung der Blase findet erst ihr Ende, wenn äußere und innere Flüssigkeit sich in osmotischem Gleichgewicht befinden. So müßte auch der Protoplasmaschlauch vieler Pflanzenzellen durch den von innen wirkenden Druck (Turgor) mächtig ausgedehnt werden, wenn dieser Dehnung durch die weniger nachgiebige Zellulosemembran keine Schranke gesetzt würde.

Es könnte nun freilich ein Gleichgewichtszustand zwischen Zellsaft und umgebender Flüssigkeit hergestellt werden, wenn aus der Zelle die osmotisch wirksamen Stoffe in das Wasser diffundieren würden, wodurch die Ursache für den inneren Druck entfernt worden wäre. Dies wird aber ebenfalls durch die Eigenschaften der lebenden plasmatischen Hautschicht verhindert. Wie dieselbe darüber entscheidet, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, so besitzt sie auf der anderen Seite auch, wie schon oben erwähnt und an einem Beispiel gezeigt wurde, die wichtige Eigenschaft, im Zellsaft gelöste Stoffe zurückzuhalten, welche ohne diese Eigenschaft vom umspülenden Wasser ausgewaschen werden müßten (Pfeffer I 1881).

Daß der Zellsaft in der Tat unter einem höheren Druck steht, bei Wasserpflanzen z. B. unter einem höheren Druck als das umgebende Wasser, davon kann man sich durch einfache Experimente leicht überzeugen, wie Nägeli (IV 1855) angegeben hat. Wenn in einer Spirogyra eine Zelle durch einen Schnitt geöffnet wird, so daß ihr Inhalt zum Teil ausfließt, so werden die Querwände der beiden angrenzenden Zellen nach dem Hohlraum des verletzten Gliedes vorgewölbt. Der Druck in den unverletzten Zellen muß daher jetzt größer sein als in der angeschnittenen Zelle, in welcher der Druck infolge der Verletzung auf die Spannung des umgebenden Wassers herabgesunken ist.

3. Die Aufnahme fester Körper.

Zellen, die von keiner besonderen Membran umschlossen sind oder in ihrer Membran Oeffnungen besitzen, sind auch imstande, feste Körper in ihr Protoplasma aufzunehmen und zu verdauen. Rhizopoden fangen andere kleine, einzellige Organismen ein, die mit ihren im Wasser weit ausgestreckten Pseudopodien in Berührung kommen (Fig. 2 und 51). Die Pseudopodien, die den Fremdkörper erfaßt haben, legen sich um ihn zusammen, verkürzen sich und ziehen ihn so allmählich in die Hauptmasse des Protoplasma hinein. Hier werden die brauchbaren Substanzen ver-

Digitized by Google

daut, während unverdauliche Reste, wie Skelettbildungen etc., nach einiger Zeit wieder nach außen hervorgestoßen werden. Auch feste Substanzen, die keinen Nährwert besitzen, können aufgenommen werden. Wenn man Karmin- oder Zinnoberkörnchen in das Wasser bringt, so bemächtigen sich die Rhizopoden derselben so gierig, daß nach wenigen Stunden der ganze Körper von ihnen dicht erfüllt ist.

Infusorien fressen kleine Flagellaten, einzellige Algen und Bakterien und bringen sie durch eine als Zellmund bezeichnete, kleine Oeffnung in ihrer Cuticula in das Körperplasma hinein. Hier bildet sich um jeden Fremdkörper eine mit Flüssigkeit gefüllte Vakuole aus, in welcher die Verdauung vor sich geht. Bei vitaler Färbung pflegen solche toten Inhaltsbestandteile der Zelle besonders rasch und intensiv den Farbstoff zu speichern (Plato, Heidenhain).

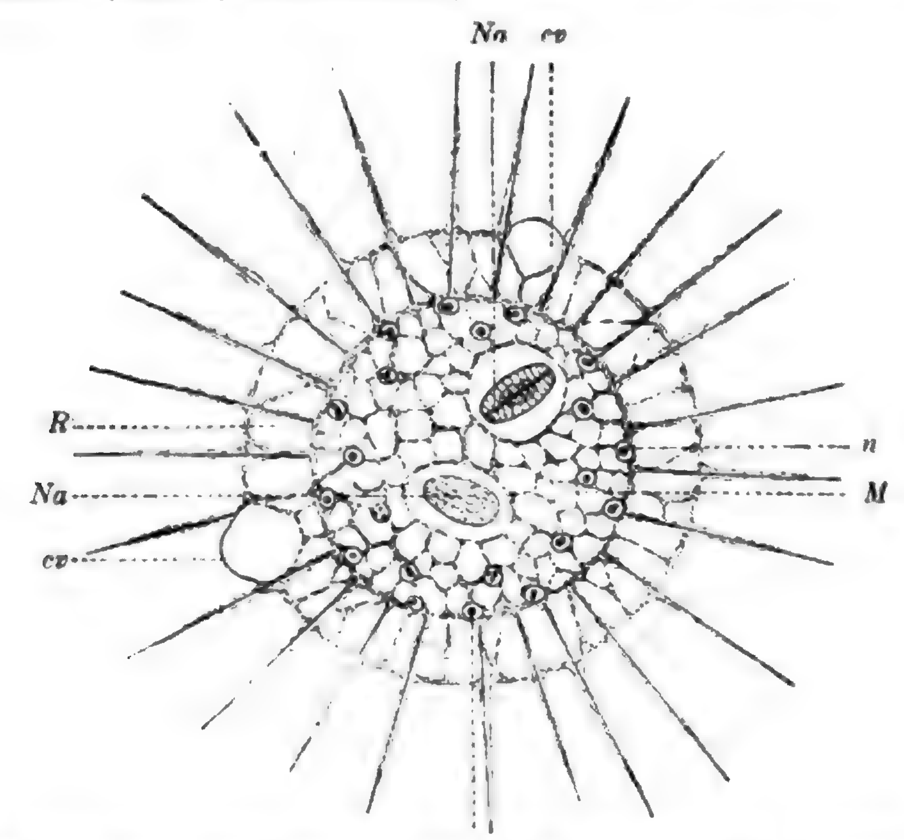


Fig. 51. **Actinosphaerium Eichhorni.** Nach R. Hertwig, Zoologie. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit kontraktilen Vakuolen (*cv*). *Na* Nahrungskörper.

In ähnlicher Weise, wie einzellige Organismen, fressen auch manche Gewebszellen der Metazoen feste, ihnen dargebotene Substanzen auf und verdauen sie. Die intracellulare Verdauung, wie sie Metschnikoff (IV 1884) genannt hat, ist bei wirbellosen Tieren weit verbreitet und läßt sich am besten durch Fütterungsversuche mit leicht kenntlichen Substanzen, Farbstoffkörnchen, Milchkügelchen, Pilzsporen etc. feststellen. Bei einigen Cölenteraten nehmen sowohl Ektoderm- als Entodermzellen fremde Körper auf. Die Tentakelenden von Aktinien können sich mit Karminkörnchen beladen. Solche findet man auch bei Aktinienlarven nach vorgenommener Fütterung im ganzen Entoderm verteilt.

Wegen ihrer Fähigkeit, feste Körper aufzunehmen und zu verdauen, verdienen die weißen Blutkörperchen, die Lymphzellen und die Wanderzellen des Mesoderms sowohl bei Wirbellosen als

Digitized by Google

bei Wirbeltieren unsere Beachtung. Die wichtige Tatsache ist zuerst durch HAECKEL (IV 1862) festgestellt worden. Als er eine Molluske (Tethys) mit Indigo injizierte, fand er nach kurzer Zeit Indigokörnchen im Innern von Blutkörperchen auf. METSCHNIKOFF (IV 1884) hat diese Erscheinungen sehr eingehend weiter untersucht. Bei einer anderen Molluskenart, der durchsichtigen Phyllirhoë, fand er, nachdem pulverisiertes Karmin unter die Haut gespritzt worden war, die kleinen Körnchen von einzelnen Wanderzellen gefressen; um größere Karminklumpen aber hatten sich immer viele Wanderzellen eingefunden und waren untereinander zu einem Plasmodium oder einer vielkernigen Riesenzelle verschmolzen. Von derselben Erscheinung kann man sich auch bei Wirbeltieren leicht überzeugen, wenn man einem Frosch in den dorsalen Lymphsack etwas Karmin einspritzt, nach einiger Zeit einen Lymphtropfen entnimmt und mikroskopisch untersucht. Der Vorgang des Fressens läßt sich sogar unter dem Mikroskop direkt verfolgen. Man setzt etwas Karminpulver oder etwas Milch zu einem frisch entleerten Tropfen von Lymphe oder Blut unter Beobachtung einiger Vorsichtsmaßregeln. Handelt es sich um ein Präparat von einem Säugetier oder vom Menschen, so muß man dasselbe auf dem heizbaren Objekttisch von MAX SCHULTZE (IV 1865) vorsichtig bis auf 30—35° C erwärmen. Indem jetzt die weißen Blutzellen amöboide Bewegungen auszuführen beginnen, ergreifen sie mit ihren Scheinfüßchen die Farbstoffkörnchen oder Milchkügelchen, mit denen sie in Berührung kommen, und ziehen sie in ihren Körper hinein. Sie sind daher von METSCHNIKOFF als Phagocyten und der ganze Vorgang als Phagocytose bezeichnet worden.

Die Fähigkeit der amöboiden Elemente des tierischen Körpers, feste Substanzen aufzunehmen, ist von einer sehr hohen physiologischen Bedeutung; denn hierin besitzt der Organismus ein Mittel, um aus seinen Geweben ihm fremdartige und schädliche, geformte Teile zu entfernen. Es gibt besonders drei verschiedene, teils normale, teils pathologische Zustände des Körpers, in welchen die Phagocyten ihre Tätigkeit entfalten.

Erstens kommt es im Laufe der Entwicklung bei vielen Wirbellosen und auch bei Wirbeltieren vor, daß einzelne Larvenorgane ihre Bedeutung verlieren und unter Verfettung zugrunde gehen. So schwinden einzelne Teile bei der Metamorphose der Echinodermenlarven und der Nemertinen, so wandelt sich die Kaulquappe in den jungen Frosch um, indem sie ihren ansehnlich entwickelten Ruderschwanz verliert. In allen diesen Fällen erleiden die Zellen in den zur Rückbildung bestimmten Organen eine fettige Metamorphose, sterben ab und zerfallen. Währenddem haben sich in der Nachbarschaft schon reichlich Wanderzellen oder Phagocyten eingefunden, welche die Gewebstrümmer zu verschlingen und zu verdauen anfangen. Bei durchsichtigen Meertieren kann man den ganzen Vorgang während des Lebens genau verfolgen.

Zweitens besorgen die Phagocyten, ähnlich wie in den normalen Vorgängen der Entwicklung, auch die Resorption abgestorbener und in Zerfall befindlicher Teile überall, wo solche aus normalen oder pathologischen Ursachen im Körper entstehen. Rote Blutkörperchen zerfallen, wenn sie eine Zeitlang im Blutstrom gekreist haben. Im Milzblut hat man ihre Trümmer im Körper von weißen Blutkörperchen aufgefunden, die auch hier ihre Aufgabe, das Abgestorbene zu entfernen, erfüllen.

Digitized by Google

Wenn infolge einer Verletzung sich ein Bluterguß in das Gewebe bildet, und Tausende von Blutkörperchen und Elementarteilen zugrunde gehen, dann machen sich auch wieder die Wanderzellen an die Arbeit und vermitteln die Resorption und Heilung.

Drittens endlich bilden die Phagocyten bei Infektionskrankheiten eine Schutztruppe des Körpers, um der Verbreitung von Mikroorganismen im Blut und in den Geweben entgegenzuwirken. Es ist ein großes Verdienst von METSCHNIKOFF, auf diesen Gegenstand die Aufmerksamkeit gelenkt zu haben (IV 1884 und IV 1892). Es gelang ihm zu zeigen, daß bei Erysipel die Kokken, bei Rückfalltyphus die Spirillen, bei Milzbrand die Bacillen von Wanderzellen gefressen und dadurch unschädlich gemacht werden (Fig. 52). Die gefressenen Mikroorganismen, deren Zahl in einer Zelle oft 10—20 betragen kann, zeigen nach einiger Zeit deutlich erkennbare Spuren der Auflösung. Befinden sich die Mikroorganismen im Blut, so geschieht ihre Vernichtung vorzugsweise in der Milz, in der Leber und in dem roten Knochenmark. Ist ihre Ansiedlung an einer Stelle im Gewebe erfolgt, so sucht sich der Körper der Eindringlinge dadurch zu entledigen, daß infolge der reaktiven Entzündung zahlreiche Wanderzellen auf dem Platz erscheinen. Zwischen Mikroorganismen und Phagocyten wird, wie sich METSCHNIKOFF ausdrückt, ein lebhafter Kampf geführt, welcher zugunsten der einen oder anderen Partei entschieden wird, und je nachdem die Heilung oder den Tod des von der Infektion betroffenen Tieres herbeiführt.

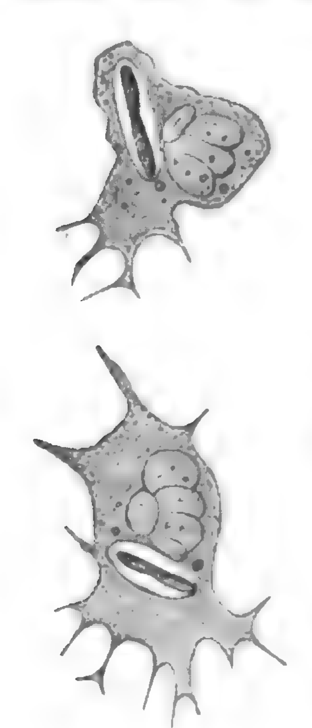


Fig. 52. **Ein Leukocyt des Frosches, in dem ein Bakterium eingeschlossen ist und verdaut wird. Das Bakterium durch Vesuvin gefärbt.** Die beiden Figuren repräsentieren zwei Stadien der Bewegung ein und derselben Zelle. Nach METSCHNIKOFF Fig. 54.

Die Fähigkeit der Wanderzellen, bestimmte Arten von Mikroorganismen zu vernichten, scheint bei einzelnen Tieren eine sehr verschiedene zu sein und auch sonst noch von den verschiedensten Bedingungen abzuhängen; so spielen namentlich die chemischen Reizwirkungen, welche später noch zu besprechen sind (negativer und positiver Chemotropismus), eine Rolle.

II. Die Stoffumsetzung und die formative Tätigkeit der Zelle.

Die Gase, die flüssigen und die festen Substanzen, die in das Protoplasma durch Atmung und Ernährung aufgenommen werden, bilden das sehr verschiedenartige Rohmaterial, das in der chemischen Werkstatt der Zelle verarbeitet und in außerordentlich zahlreiche Stoffe umgesetzt wird. Von diesen sind für Pflanze und Tier die wichtigsten: die Kohlenhydrate, Fette, Albuminate und ihre verschiedenartigen Umbildungsprodukte. — Ihre Verwendung im Lebensprozeß der Zelle ist gleichfalls eine sehr mannigfaltige. Teils dienen sie zum Ersatz der beim Lebensprozeß sich zerstörenden Zellstoffe; sie sind das Material, welches beim

Digitized by Google

Atmungsprozeß durch den Sauerstoff verbrennt und die lebendigen Kräfte für die Arbeitsleistungen der Zelle liefert. Teils dienen sie zum Wachstum und zur Vermehrung von Protoplasma und Kern; sie führen dadurch die Fortpflanzung der Zellen herbei. Teils werden die im chemischen Laboratorium neugebildeten Stoffe in irgendeiner Form im Zellkörper für spätere Verwendung abgelagert; sie stellen also Reservestoffe dar. Endlich können sie inner- und außerhalb der Zelle zur Erfüllung einer bestimmten Funktion im Zellenleben ausgeschieden werden. So entstehen die namentlich im Tierreich sehr zahlreichen Stoffe, auf denen die gewebliche Differenzierung beruht: Drüsensekrete, die nach außen entleert werden, Membranen und Interzellularsubstanzen von chemisch sehr verschiedener Zusammensetzung, Muskel- und Nervenfibrillen, die vermöge ihrer eigenartigen Organisation in besonderer Weise mit Kontraktilität und Reizleitung begabt sind.

In dem zuletzt besprochenen Fall nimmt die chemische Arbeit der Zelle einen Charakter an, welchen Max Schultze als ihre formative Tätigkeit bezeichnet hat. Das Protoplasma benutzt das ihm zugeführte Rohmaterial, um aus ihm oft wunderbar zusammengesetzte Strukturen herzustellen, die ihm zu besonderen Arbeitszwecken dienen sollen. Bei solcher Tätigkeit erscheint uns die Zelle gewissermaßen als ein tätiger Baumeister oder, wie sich Haeckel (I 1866) ausdrückt, als eine Plastide, als eine Bildnerin. Die formative Tätigkeit der Zelle, oder besser gesagt, die Fähigkeit, Strukturen, die vom Protoplasmakörper different sind, zu erzeugen, ist von außerordentlicher Bedeutung. Denn nur vermöge derselben kommt die reiche Vielgestaltigkeit der Elementarteile zustande, durch welche namentlich der Tierkörper seine hohe Vollendung erreicht; nur auf dieser Grundlage ist die außerordentlich weit gediehene Arbeitsteilung der Zellen und die dadurch bedingte, größere Leistungsfähigkeit der Zellengemeinschaft herbeigeführt worden.

Das Kapitel von der Stoffumsetzung der Zelle bietet also der Untersuchung zwei verschiedene Seiten dar, erstens eine chemische Seite, insofern es sich um die chemische Entstehung der zahllosen, durch Vermittlung des Protoplasma gebildeten Substanzen handelt, und zweitens eine mehr morphologische Seite, insofern im Protoplasma die von ihm differenten Substanzen dem Auge sichtbar gemacht werden können, eine besondere Lage einnehmen, eine bestimmte Form und Stuktur besitzen und besonderen Entwicklungsgesetzen unterworfen sind. Es ist eine Hauptaufgabe der biologischen Chemie der Zukunft, die einzelnen im Zellkörper gebildeten Stoffe durch Herstellung charakteristischer Farbstoffverbindungen der morphologischen Untersuchung zugänglich zu machen.

1. Die Chemie des Stoffumsatzes.

Die chemischen Vorgänge in den Zellen, die zum größten Teil noch in ein tiefes Dunkel gehüllt sind, können uns hier nur insoweit beschäftigen, als es sich um einige fundamentale Fragen handelt. Eine solche ist die Frage nach der Synthese der Kohlenhydrate, der Fette und Eiweißsubstanzen aus einfacheren Elementarstoffen.

Es besteht ein anscheinend tiefgreifender Gegensatz zwischen der chemischen Arbeit im Pflanzenreich und im Tierreich. Nur das mit Chlorophyll versehene Protoplasma der Pflanzenzellen besitzt die Fähigkeit, aus Kohlensäure und Wasser hochmolekulare, ternäre Verbindungen

Digitized by Google

herzustellen; das nicht chlorophyllhaltige Protoplasma der Tiere und einzelner farbloser Pflanzenteile kann nur mit diesem bereits gebildeten Ausgangsmaterial weitere Synthesen vornehmen und dabei auch quaternäre Verbindungen liefern. Welche chemischen Vorgänge sich im grünen Protoplasma unter Benutzung der lebendigen Kraft der Sonne unter Aufnahme von Kohlensäure und Wasser und unter Abspaltung von Sauerstoff abspielen, ist noch nicht zu beantworten. Das erste sichtbare Produkt der Assimilation ist die Stärke, eine Vorstufe derselben vielleicht Zucker. Daß Zucker und Stärke durch eine direkte Synthese von Kohlenstoff und Wasser entstehen, ist kaum anzunehmen; wahrscheinlich bilden sich beim komplizierten Prozeß mannigfache Zwischenprodukte. „Es ist sogar nicht unmöglich“, wie SACHS (I 1882) bemerkt, „daß gewisse nähere Bestandteile des grünen Plasmas selbst sich an dem Vorgang beteiligen, daß z. B. dabei Spaltungen und Substitutionen in den Molekülen des grünen Protoplasma stattfinden. Diese Möglichkeit erhält einige Wahrscheinlichkeit durch die Wahrnehmung, daß in vielen (nicht allen) Fällen die Chlorophyllsubstanz, während die Stärkekörner in derselben wachsen, nach und nach immer mehr an Masse abnimmt, endlich ganz verschwindet.“

Die vermöge der Chlorophyllfunktion im Pflanzenkörper gewonnenen Kohlenhydrate (Stärke) bilden das Material, durch dessen Umsetzung im Protoplasma die fetten Oele der Pflanzen entstehen. Die ternären stickstofffreien, organischen Verbindungen geben ferner wieder die Grundlage für die Synthese von quaternären Eiweißsubstanzen ab und tragen so zur Ergänzung und Vermehrung des Protoplasma selbst bei. Doch müssen bei diesen Synthesen noch salpetersaure und schwefelsaure Salze hinzukommen, welche von den Pflanzen mit ihren Wurzeln aus dem Boden aufgenommen werden. Daß aus solchen Mitteln Proteinsubstanzen durch die lebende Zelle gebildet werden können, hat PASTEUR experimentell sichergestellt, indem er niedere Spaltpilze, wie Mycoderma aceti, Hefe etc., in künstlich zusammengesetzten Nährlösungen kultivierte. So kann Mycoderma aceti sich auch im Dunkeln lebhaft vermehren, wenn nur wenige Zellen in eine Nährlösung gebracht werden, zusammengesetzt aus entsprechend verdünntem Alkohol oder Essigsäure, einem Ammoniaksalz, Phosphorsäure, Pottasche, Magnesia, Wasser. Durch chemische Zersetzung dieser Stoffe müssen die Pilzzellen, wenn sie sich auf ein Vielfaches vermehrt haben, außer Zellulose und Fetten auch Proteinstoffe gebildet haben.

Indem vermöge ihrer Chlorophyllfunktion die Pflanze Kohlenhydrate erzeugt und diese wieder in Fette und Eiweißsubstanzen umsetzt, liefert sie die ternären und quaternären Verbindungen, welche der tierische Organismus zu seiner Ernährung bedarf, und die er selbst sich nicht mit den einfachen Mitteln, wie die Pflanzen, zu bereiten vermag. Zwischen Pflanzen- und Tierreich besteht infolgedessen ein Kreislauf des Lebens, in welchem beide eine gegensätzliche Stellung zueinander einnehmen und sich ergänzen. Der Gegensatz läßt sich in folgender Weise formulieren:

In der grünen Pflanzenzelle wird aus Kohlensäure und Wasser durch Synthese organische Substanz erzeugt und die lebendige Kraft, die ihr im Sonnenlicht zugeführt wird, in Spannkraft umgewandelt; die tierische Zelle dagegen benutzt als Nahrungsmaterial die bereits im Pflanzenreich erzeugten ternären und quaternären

Verbindungen und verbrennt sie zum großen Teil durch Oxydation; sie verwandelt die in den hochmolekularen Verbindungen angesammelte Spannkraft wieder in lebendige Kraft, indem sie Arbeit verrichtet und Wärme erzeugt. Die Pflanze nimmt während ihrer Chlorophyllfunktion Kohlensäure auf und spaltet aus ihr Sauerstoff ab; das Tier atmet Sauerstoff ein und Kohlensäure wieder aus. Bei der Pflanze herrschen in den chemischen Prozessen die Reduktion und Synthese, beim Tier die Oxydation, Verbrennung und Analyse vor.

Aus dem Gegensatz, welcher im Haushalt der Natur zwischen Pflanzenreich und Tierreich besteht, darf man nun aber nicht auf einen vollkommenen Gegensatz in den allgemeinen Lebenserscheinungen zwischen pflanzlicher und tierischer Zelle schließen. Ein solcher existiert nicht. Tiefere Forschung deckt überall die Einheit in den fundamentalen Lebensprozessen der ganzen Organismenwelt auf. Der oben betonte Gegensatz rührt ja einfach nur daher, daß die Pflanzenzelle eine besondere, der tierischen Zelle fehlende Funktion, die Kohlensäure mit Hilfe ihres Chlorophylls zu zersetzen, ausgebildet hat. Von dieser Chlorophyllfunktion abgesehen, spielen sich viele für das Leben fundamentale Stoffwechselprozesse hier wie dort in übereinstimmender Weise im Protoplasma ab. Bei Pflanzen wie Tieren muß das Protoplasma, um den Lebensprozeß zu unterhalten, atmen, Sauerstoff aufnehmen, Wärme erzeugen, Kohlensäure abgeben. Hier wie dort gehen Zerstörung und Neubildung von Protoplasma nebeneinander her, greifen Prozesse chemischer Analyse und Synthese in komplizierter Weise ineinander.

Noch klarer wird das Verhältnis, wenn man berücksichtigt, daß in der Pflanze ein großer Teil der Zellen, nämlich alle, welche des Chlorophylls entbehren, sich in einer ähnlichen Lage wie die tierischen Zellen befinden; auch sie müssen, da sie nicht assimilieren können, das Material zur Erhaltung des Lebensprozesses und zum Wachstum und zur Vermehrung ihrer Substanz von den grünen Zellen beziehen. Derselbe Gegensatz, der im Haushalt der Natur zwischen Tier und Pflanze besteht, herrscht also in der Pflanze selbst zwischen den farblosen und den chlorophyllhaltigen Zellen. In treffender Weise hat CLAUDE BERNARD (I 1885) das Verhältnis in folgenden Worten kurz zusammengefaßt: „Wenn in der Sprechweise der Mechaniker die Lebensphänomene, Neubildung und Zerstörung organischer Substanz, dem Heben und dem Fallen eines Gewichts verglichen werden können, dann werden wir sagen, daß Hebung und Fall sich in jeder lebenden Zelle vollziehen, sowohl in der tierischen als der pflanzlichen, aber mit dem Unterschied, daß das tierische Element sein Gewicht schon auf ein gewisses Niveau gehoben vorfindet und es daher weniger zu heben braucht, als es darauf wieder herabfällt. Das Umgekehrte findet bei der grünen Pflanzenzelle statt. Mit einem Wort: „des deux versants, celui de la descente est prépondérant chez l'animal, celui de la montée chez le végétal" (CLAUDE BERNARD I 1885, Bd. 2).

Nachdem so die Bedeutung der Chlorophyllfunktion in das rechte Licht gesetzt ist, sei noch auf wichtige Uebereinstimmungen hingewiesen, welche in dem Chemismus des Stoffwechsels zwischen tierischer und pflanzlicher Zelle bestehen. Hier sei zunächst noch hervorgehoben, daß eine sehr große Anzahl von Stoffen der progressiven und der regressiven Metamorphose dem Tier- und Pflanzenreich gemeinsam sind. Aehnlich scheinen ferner die Mittel zu sein, mit denen sich einige sehr wichtige

ized by Google

Prozesse in der tierischen und der pflanzlichen Zelle vollziehen. Kohlenhydrate, Fette und Eiweißstoffe sind nicht in jedem Zustand geeignet, um im Laboratorium der Zelle direkt verbraucht und in andere chemische Verbindungen übergeführt zu werden. Eine Vorbedingung ist, daß sie in eine lösliche und leicht diffundierende Modifikation umgewandelt werden. Dies geschieht z. B., wenn Stärke und Glykogen sich in Traubenzucker, Dextrose und Lävulose umsetzen, oder wenn Fette in Glyzerin und Fettsäuren gespalten, oder wenn Eiweißstoffe peptonisiert werden.

SACHS (I 1882) bezeichnet die oben genannten Modifikationen der Kohlenhydrate, Fette und Eiweißstoffe als ihren aktiven Zustand im Gegensatz zum passiven Zustand, in welchem sie sich als feste Reservestoffe (Stärke, Oele, Fette, Eiweißkristalle) in den Zellen angesammelt finden oder vom Tier als Nahrung aufgenommen werden. Nur im aktiven Zustand können die plastischen Stoffe die verschiedenartigen Wanderungen sowohl im pflanzlichen als auch im tierischen Körper vollziehen, durch welche sie nach den Orten ihrer vorübergehenden Aufbewahrung oder ihres jeweiligen Verbrauches gelangen. Die Stärke z. B., die sich in unterirdischen Teilen, wie den Knollen, oder in den Samen ansammelt, ist an diesen Stellen nicht assimiliert worden. Ihre Ursprungsorte sind die assimilierenden, grünen Zellen. Von diesen sind sie durch Vermittlung aller dazwischenliegenden Zellgebilde oft auf weite Strecken nach den Knollen und Samen hintransportiert worden. Da nun Stärkekörnchen die Zellhäute nicht passieren können, kann die Stoffwanderung nur im gelösten Zustand (Zucker) stattfinden, worauf am Ort der Aufbewahrung wieder die Rückbildung in die unlösliche Modifikation (Stärke) erfolgt. Wenn dann in der Knolle oder im Samen sich der Keim entwickelt, werden die passiven Reservestoffe von neuem reaktiviert und müssen im aktiven Zustand von neuem eine Wanderung nach den Verbrauchsorten, den Zellen des sich entwickelnden Keimes durchmachen. Ebenso müssen beim Tiere die Kohlenhydrate, Fette und Eiweißstoffe, die als Nahrung in den Körper gelangen, löslich gemacht werden, damit sie an die Orte ihres Verbrauchs gelangen können, oder es müssen die zur Reserve im Fettgewebe abgelagerten Fette, wenn sie irgendwo im Körper zum Verbrauch dienen sollen, reaktiviert werden.

In der tierischen und pflanzlichen Zelle scheint nun die so wichtige Ueberführung der Kohlenhydrate, Fette und Eiweißsubstanzen aus dem passiven in den aktiven Zustand in durchaus entsprechender Weise vor sich zu gehen durch Vermittelung sehr eigentümlicher, chemischer Körper, die man als Fermente bezeichnet. Dieselben sind den Eiweißkörpern verwandt und wohl durch Umwandlung aus denselben entstanden; sie finden sich in der Zelle in sehr geringen Quantitäten, bringen aber trotzdem eine intensive chemische Wirkung hervor und leiten chemische Prozesse ein, bei denen sie selbst nicht wesentlich verändert werden. Die Fermentwirkung ist ein für die Chemie der Zelle außerordentlich charakteristischer Vorgang. Es gibt Fermente für die Umwandlung der Kohlenhydrate, Fermente für die Umwandlung der Eiweißstoffe, Fermente für die Fettumsetzung.

Ueberall, wo in den Pflanzen Stärke löslich gemacht wird, geschieht es durch ein Ferment, die Diastase, welche sich aus keimenden Samen leicht gewinnen läßt. Ihre Wirksamkeit ist so groß, daß etwa 1 Gewichtsteil Diastase 2000 Gewichtsteile Stärke in kurzer Zeit in Zucker um-

Digitized by Google

wandeln kann. Ein anderes, auf Kohlenhydrate wirkendes Ferment, das Invertin, kommt in Spalt- und Schimmelpilzen vor und spaltet Rohrzucker in Dextrose und Lävulose. Der pflanzlichen Diastase entspricht beim Tier das Speichelferment (Ptyalin), welches Stärke in Dextrin und Traubenzucker verwandelt. Ebenso wird das nicht diffundierende Glykogen, welches man seiner Eigenschaft nach als tierisches Amylum bezeichnet hat, überall, wo es vorkommt (Leber, Muskeln), durch ein saccharifizierendes Ferment in Zucker umgesetzt, wenn es weitere Verwendung finden soll.

Eiweißkörper werden, um weiter verwertbar zu sein peptonisiert. Im tierischen Körper geschieht dies hauptsächlich durch ein Ferment, das Pepsin, welches von den Zellen der Magensaftdrüsen geliefert wird. Eine geringe Menge von Pepsin löst bei Gegenwart von freier Salzsäure im Magen so gut wie bei Versuchen im Reagensröhrchen geronnenes Eiweiß in beträchtlichen Mengen auf und versetzt es in einen Zustand, in welchem es durch Membranen hindurch diffundieren kann. Auch in Pflanzenzellen sind peptonisierende Fermente nachgewiesen worden. Ein solches wird z. B. bei den fleischfressenden Pflanzen von den Organen, welche zum Einfangen von Insekten eingerichtet sind, als ein Verdauungssaft ausgeschieden, wie von den Drüsenhaaren der Blätter von Drosera; es werden auf diese Weise die kleinen Tierleichen zum Teil in Lösung übergeführt und von den Pflanzenzellen aufgenommen. Ein pepsinartiges Ferment hat sich auch in Keimpflanzen nachweisen lassen, wo es zur Peptonisierung der als Reservestoffe im Samen aufgespeicherten Proteinkörper dient. Bekannt wegen seiner energischen Wirkung ist das peptonisierende Ferment aus dem Milchsaft von Carica papaya und anderen Caricaarten. Ein solches ist endlich auch im Körper der Myxomyceten durch KRUKENBERG entdeckt worden.

Bei der chemischen Umsetzung der Fette findet im tierischen Körper eine Zerspaltung derselben in Glyzerin und Fettsäuren statt. Eine solche Wirkung übt namentlich der Bauchspeichel aus; CLAUDE BERNARD hat dieselbe auf ein vom Pankreas ausgeschiedenes, fettspaltendes Ferment zurückzuführen versucht. Auch bei der Keimung fetthaltiger Pflanzensamen soll eine Zerspaltung des Oels in Glyzerin und Fettsäure durch Vermittelung von Fermenten erfolgen (SCHÜTZENBERGER).

Schon aus diesen wenigen Tatsachen läßt sich erkennen, daß der Stoffumsatz in der Zelle, so wenig bekannt uns derselbe zurzeit noch ist, doch in wichtigen Zügen eine weitgehende Uebereinstimmung im gesamten Organismenreich zeigt.

Einer der dunkelsten Punkte beim Stoffumsatz in der Zelle ist die Rolle, welche das Protoplasma dabei spielt. Namentlich gilt dies für alle Vorgänge, welche oben als seiner formativen Tätigkeit angehörig bezeichnet wurden. In welchem Verhältnis stehen zum Protoplasma seine organisierten Produkte, wie die Membran, die Intercellularsubstanzen usw.? Zwei ganz entgegengesetzte Ansichten finden hier in der Tier- und Pflanzenbiologie Vertretung. Nach der einen Ansicht entstehen die organisierten Substanzen durch Umwandlung des Protoplasma selbst, also durch chemische Umsetzungen oder Abspaltungen von Protoplasmamolekülen; nach der anderen Ansicht dagegen bilden sie sich aus plastischen Stoffen, Kohlenhydraten, Fetten, peptonisierten Proteinstoffen etc., welche in das Protoplasma beim Stoffwechsel aufgenommen, an die Verbrauchsstelle geschafft und in einem organisierten Zustand zur Abscheidung gebracht werden.

ized by Google

Am besten läßt sich der Gegensatz an einem Beispiel klar machen, als welches ich die Bildung der Zellulosemembran der Pflanzenzellen wählen will. Nach einer Hypothese, welche unter anderen besonders von Strasburger (IV 1882, 1889) vertreten wurde, verwandelt sich das mikrosomenhaltige Protoplasma direkt in Zelluloselamellen; die Zellulose geht als feste, organisierte Substanz unmittelbar aus dem Protoplasma hervor. Nach einer anderen Hypothese sind stickstofffreie, plastische Stoffe, Glykose, Dextrin oder irgendein anderes lösliches Kohlenhydrat das Material zur Bildung der Zellhaut. Dasselbe wird vom Protoplasma an die Verbrauchsstelle geschafft und hier in die unlösliche Modifikation, die Zellulose, umgewandelt. Da diese bei ihrer Entstehung eine bestimmte Struktur erhält, wird auch bei der zweiten Bildungsweise das Protoplasma in einer uns unbekannten Weise mitwirken müssen, was man mit dem Schlagwort „formative Tätigkeit" ausdrückt. Nach der ersten Hypothese kann man die Zellulosehaut kurzweg als ein Umwandlungsprodukt des Protoplasma, nach der zweiten als sein Abscheidungsprodukt bezeichnen.

Derselbe entgegengesetzte Standpunkt tritt uns bei der Frage der Bildung der Chitinhäute, der Knorpel- und der Knochengrundsubstanz, der leimgebenden und der gallertartigen Substanz entgegen; er spielt sogar mehr oder minder in alle Auffassungen vom Stoffwechsel der Zelle hinein. Claude Bernard (I 1885) hat dies Verhältnis mit den Worten charakterisiert: „Vom physiologischen Standpunkt ließe es sich vorstellen, daß im Organismus nur eine Synthese, die von Protoplasma, stattfindet, welches wachsen und sich entwickeln würde vermittels aufgenommener Stoffe. Von diesem komplizierten Körper, dem kompliziertesten aller organisierten Körper, würden sich dann durch weitere Spaltung alle zusammengesetzten ternären und quaternären Verbindungen herleiten, deren Auftreten wir für gewöhnlich einer direkten Synthese zuschreiben." So mußte auch Sachs bei der Assimilation der Stärke die Möglichkeit offen lassen, welche er aber für weniger wahrscheinlich hält, daß bei diesem chemischen Prozeß „Spaltungen und Substitutionen in den Molekülen des grünen Protoplasma stattfinden".

Aus diesen Aeußerungen wird die Schwierigkeit der ganzen Frage hervorgehen, soweit sie die in Betracht kommenden chemischen Prozesse betrifft. Wenn es gestattet ist, aus analogen Verhältnissen Schlüsse zu ziehen, so muß ich der zweiten Hypothese, nach welcher das Protoplasma mehr indirekt bei der Bildung der meisten Intercellularsubstanzen beteiligt ist, entschieden den Vorzug geben. Denn wenn manche Organismen sich eine Membran aus Kieselsäure oder aus kohlensaurem Kalk bilden, so macht schon die Natur dieses Materials den Schluß unabweisbar, daß es nicht als feste organisierte Substanz unmittelbar aus dem Protoplasma hervorgegangen sein kann. Hier kann das Protoplasma seiner ganzen chemischen Zusammensetzung nach nur eine vermittelnde Rolle gespielt haben, indem es die Stoffe aus der Umgebung ausgewählt, aufgenommen, an den Verbrauchsorten angehäuft und in bestimmter Form als feste Verbindung und wohl stets an ein organisches Substrat gebunden abgelagert hat. Eine solche Vorstellung scheint mir auch für die Entstehung der Zellulosemembranen näherzuliegen, wenn man die leichte Umwandlungsfähigkeit der verschiedenen Kohlenhydrate ineinander berücksichtigt, auf der anderen Seite den komplizierten chemischen Prozeß in Betracht zieht, der jedenfalls bei Umwandlung von Protoplasma in Zellulose stattfinden müßte. Und selbst die Inter-

Digitized by Google

cellularsubstanzen, die dem Protoplasma chemisch nahe stehen, wie Chondrin, Glutin etc., könnten unter dasselbe Bildungsgesetz fallen. Denn außer den organisierten Proteinstoffen, Protoplasma und Kernsubstanz, kommen in jeder Zelle auch zahlreiche unorganisierte Proteinstoffe als Bildungsmaterial, meist in gelöstem Zustande, vor, wie im Zellsaft der Pflanzenzellen, im Saft der Kerne, in Blut und Lymphe der Tiere. Anstatt daß bei der Entstehung stickstoffhaltiger Intercellularsubstanzen das Protoplasma der Zelle selbst direkt angegriffen und aufgebraucht wird, könnten auch hier die unorganisierten Proteinstoffe bei der formativen Tätigkeit der Zelle in Verwendung kommen in derselben Weise, wie es oben für die Bildung der Zellulosemembran angenommen wurde.

In welcher Weise bei diesen Prozessen das Protoplasma die vermittelnde Rolle spielt, von der oben gesprochen wurde, entzieht sich zurzeit wie die Mehrzahl der biochemischen Vorgänge unserer Kenntnisnahme. Die vermittelnde Rolle des Protoplasma könnte aber vielleicht darin bestehen, daß mit gewissen Einheiten desselben (Bioblasten) sich gewisse in der Nährlösung befindliche Stoffteilchen durch Molekularaddition verbinden und dadurch zu einem organisierten Produkt umgewandelt werden. So würden sich lösliche Kieselverbindungen mit organischen Substanzmolekülen zu einem Kieselskelett vereinigen; so würden sich Zelluloseteilchen aus löslichen Kohlenhydraten unter dem Einfluß von Substanzteilchen des Protoplasma bilden, sich mit letzteren molekular verbinden (wahrscheinlich dauernd, vielleicht aber auch nur vorübergehend) und so zu einer Zellhaut organisiert werden. Mit dieser Vorstellung läßt sich sehr gut die Beobachtung vereinbaren, daß an manchen Objekten frisch gebildete Zelluloseschichten und das angrenzende Protoplasma kontinuierlich ineinander übergehen.

Auf dem hier kurz angedeuteten Weg, welcher mir dem wahren Sachverhalt am nächsten zu kommen scheint, läßt sich wohl eine Aussöhnung zwischen den zwei oben erörterten Ansichten herbeiführen, nach welchen die eine aus dem Protoplasma entstehenden, geformten Gebilde als Umwandlungsprodukte, die andere als Abscheidungsprodukte aufgefaßt und bezeichnet haben will. In der Tat ist ja auch mit der Umwandlung bestimmter Teile des lebenden Protoplasma stets eine mehr oder minder weitgehende Trennung oder Abscheidung von einem unverändert gebliebenen Rest, z. B. der Zellulosemembran von dem Primordialschlauch der Pflanzenzelle oder der Knorpelgrundsubstanz von dem in ihr eingebetteten Knorpelkörperchen verbunden.

2. Zur Morphologie des Stoffumsatzes.

[a) Die ungeformten und leblosen Produkte des Stoffwechsels. b) Die durch formative Tätigkeit entstandenen geformten Plasmaprodukte, Metaplasmen.]

Die Substanzen, die beim Stoffwechsel der Zellen entstehen, fallen in das Bereich der morphologischen Untersuchnng, sobald sie vom Protoplasma optisch unterscheidbar werden. Je nachdem sie in ungeformtem oder in geformtem Zustand gebildet werden, lassen sie sich in zwei Gruppen trennen.

Inwieweit sie zu den toten oder lebenden Bestandteilen der Zelle zu rechnen sind, ist unter Umständen eine schwer zu entscheidende

Digitized by Google

Frage. In vielen Fällen wird man um die Antwort nicht verlegen sein. Auf der einen Seite wird man ein Tröpfchen von Flüssigkeit, von Fett, von Glykogen, oder Dotterplättchen, auch wenn sie aus Albuminaten bestehen, oder Stärkekörner nicht zu den eigentlich lebenden Bestandteilen der Zelle rechnen; auf der anderen Seite wird man kein Bedenken tragen, die vom Plasma differenzierten Muskel- und Nervenfibrillen als ebenso belebt wie dieses zu bezeichnen. Bei den Zellhäuten und Grundsubstanzen dagegen werden viele in Zweifel geraten, wie sie sich entscheiden sollen. Ich trage kein Bedenken, ihnen, soweit sie mitwirkende Teile eines lebenden Organismus und Produkte seiner formativen Tätigkeit, sein Metaplasma, sind, bis zu einem gewissen Grade, bald in mehr, bald in minder abgeschwächter Weise Leben zuzuschreiben. Ohne mich in die schwierige und undankbare Aufgabe einer Definition, was das Wesen des lebenden und leblosen Zustandes sei, des näheren einzulassen, wird man wohl nicht bezweifeln können, daß es zwischen beiden Uebergänge gibt, z. B. zwischen den in voller Aktivität befindlichen Zylinderzellen des Stratum cylindricum der Epidermis und den vollständig keratinisierten Schüppchen der obersten Lage des Stratum corneum, zwischen der in Bildung begriffenen Cuticula eines Arthropoden und dem zur Abstoßung reifen Altersprodukt bei der Häutung. Und so sind auch, wie mir scheint, die verschiedenen Arten von Metaplasma, die durch die formative Tätigkeit des Protoplasma entstehen, je nach ihrer größeren oder geringeren Aktivität und je nach dem Grad, in welchem das Protoplasma selbst nach unserer oben entwickelten Ansicht an ihrer Zusammensetzung noch beteiligt ist, Träger des Lebens. Im übrigen verweise ich auf die ausführlicheren Erörterungen, welche von HEIDENHAIN in seinem großen Werke über Plasma und Zelle (I 1907, p. 33—48.) hierüber angestellt worden sind und die mir in manchen Beziehungen berechtigt zu sein scheinen.

a) Die leblosen, ungeformten Produkte des Stoffwechsels.

In Wasser gelöste Substanzen können sich in größeren und kleineren Tropfen im Protoplasma abscheiden und dadurch Höhlungen oder Vakuolen hervorrufen. Sie spielen namentlich in der Morphologie der Pflanzen eine große Rolle. Denn eine einzelne Pflanzenzelle (Fig. 1, p. 13) kann sich durch Saftabscheidung in sehr kurzer Zeit um mehr als das Hundertfache vergrößern. Auf der summierten Wirkung zahlreicher derartiger Zellen beruht das beträchtliche Wachstum, welches wir während der Hauptvegetationsperiode im Frühjahr bei Betrachtung einzelner Pflanzenorgane oft mit Erstaunen wahrnehmen. Der Gehalt an fester Substanz kann in einem sehr wasserreichen Pflanzenteil schließlich nur 5 Proz. oder sogar nur 2 Proz. betragen. Am besten kann man die Vakuolenbildung im Protoplasma Schritt für Schritt verfolgen, wenn man die Zellen am Vegetationskegel eines Zweiges oder einer Wurzelspitze mit den weiter davon entfernten, sukzessive älter werdenden Zellen vergleicht. Am Vegetationskegel selbst sind die pflanzlichen Elementarteile kaum größer als die tierischen; es sind kleine Protoplasmaklümpchen mit Kern, eingehüllt in eine sehr dünne Zellulosemembran (Fig. 1). In einiger Entfernung von ihm vergrößern sie sich allmählich, indem im Protoplasma kleine Safttropfen ausgeschieden werden, die mit dem Alter der Zelle an Größe rasch zunehmen. Das Protoplasma gewinnt dadurch ein schaumiges Aussehen, wie Fig. 1 B s zeigt. Von einer Protoplasmaanhäufung, in welcher der Kern liegt, gehen dickere und feinere Häut-

Digitized by Google

chen aus, welche als Scheidewände die einzelnen Safträume voneinander trennen und sich an der Oberfläche zu einer zusammenhängenden Wandschicht (Primordialschlauch) verbinden und sich mit ihr der Innenfläche der vergrößerten und durch Wachstum verdickten Zellulosemembran (*h*) anschmiegen.

Hiervon lassen sich zwei verschiedene Zustände ableiten, welche die ausgewachsene Pflanzenzelle darbietet. Durch weitere Vermehrung des Zellsaftes werden die Vakuolen vergrößert und die Scheidewände verdünnt. Diese reißen endlich teilweise ein, so daß die einzelnen Safträume sich durch Oeffnungen in Verbindung setzen und einen einzigen zusammenhängenden Saftraum bilden. Der Protoplasmakörper hat sich mithin jetzt umgewandelt in eine ziemlich dünne, der Zellulosemembran anliegende Schicht und mehr oder minder zahlreiche Protoplasmabalken und Fäden, welche den einheitlichen großen Flüssigkeitsraum durchsetzen (Fig. 1 C rechts und Fig. 53). In anderen Fällen endlich sind auch diese Protoplasmabalken im Innern der Zelle geschwunden. Der Protoplasmakörper besteht dann einzig und allein noch aus einem dünnen Schlauch, welcher die Innenfläche des Kämmerchens, um einen Ausdruck von SACHS (I 1882) zu gebrauchen, wie eine Tapete die Zimmerwand bedeckt und einen einzigen großen Saftraum einschließt (Fig. 1 C links untere Zelle und Fig. 50). In sehr großen Zellen ist der Primordialschlauch, wie ihn früher die Botaniker nannten, zuweilen so dünn, daß man ihn, vom Zellkern abgesehen, selbst bei starker Vergrößerung kaum wahrnimmt, und daß man, um ihn klar zur Anschauung zu bringen, besondere Untersuchungsmethoden anwenden muß.

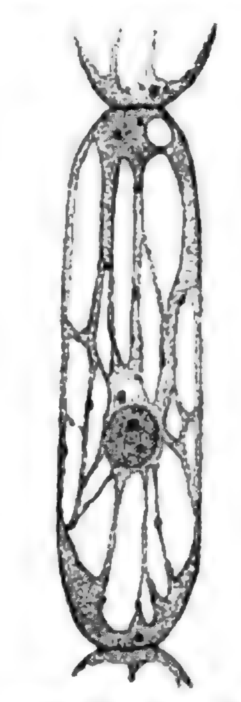


Fig. 53. **Eine Zelle aus einem Staubfadenhaar von Tradescantia virginica.** Vergr. 240. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum.

Eine ebenso reiche Vakuolenbildung und Saftabscheidung, wie sie sich in Pflanzenzellen findet, zeigt uns zuweilen auch das hüllenlose Protoplasma niederer, einzelliger Organismen, namentlich einzelliger Rhizopoden und Radiolarien. So bietet uns der in Fig. 51 abgebildete Körper eines Aktinosphaerium ein völlig schaumiges Aussehen dar, ähnlich einem durch Schlagen hergestellten feinen Eiweiß- oder Seifenschaum.

Durch die Vakuolenbildung wird der Protoplasmakörper aufgelockert und werden Flächen in ihm geschaffen, an denen die Protoplasmateilchen in unmittelbare Wechselwirkung zu dem in den Vakuolen enthaltenen Saft treten können. Durch die ganze Einrichtung wird offenbar die Stoffaufnahme und -abgabe ungemein erleichtert. Sie kann als innere Oberflächenvergrößerung der äußeren Oberflächenvergrößerung gegenübergestellt werden, welche sich uns in der Bildung reich verzweigter Pseudopodien darbietet und wohl dem gleichen Zweck dient.

In bezug auf seine chemischen Eigenschaften ist der Zellsaft eine zusammengesetzte Nährlösung. Bei Pflanzen sind in ihr Pflanzensäuren und ihre Salze, salpeter- und phosphorsaure Salze, Zucker, in geringer Menge auch gelöste Proteinstoffe etc. enthalten. Zwischen Protoplasma und Saft wird daher ein beständiger Stoffwechsel stattfinden, indem jenes bald Substanzen zum Verbrauch aus dieser Quelle bezieht, bald andere

Digitized by Google

Substanzen wieder an sie abgibt. Wenn der Saft eine konzentrierte Lösung osmotisch wirksamer Substanzen darstellt, übt er auf Wasser eine kräftig anziehende Wirkung und auf die ihn umgebenden Hüllen einen so bedeutenden inneren Druck aus, daß sie in einem prallen Zustand, der schon früher (p. 75) als Turgor besprochen wurde, erhalten werden.

Manche Botaniker, wie namentlich de Vries (IV 1885) und Went, erblicken in den Vakuolen besondere Zellorgane, die sich nicht zufällig im Zellkörper neubilden, sonders nur durch Teilung hervorgebracht werden können. Schon in den allerjüngsten Pflanzenzellen sind nach ihrer Annahme außerordentlich kleine Vakuolen vorhanden, die sich durch Teilung fortwährend vermehren und bei der Teilung der Zelle auf die Tochterzellen verteilt werden. Infolgedessen sollen sich von den Vakuolen des Meristems die sämtlichen Vakuolen der ganzen Pflanze herleiten, was von anderen Forschern indessen in Abrede gestellt wird. Wie das Protoplasma sich nach außen durch eine Hautschicht abgrenzt, besitzen nach de Vries auch die Vakuolen eine eigene Wand (den Tonoplasten), welche die Ausscheidung und Anhäufung der im Zellsaft vorhandenen, gelösten Stoffe regelt.

In geringer und konstanter Anzahl vorkommende Vakuolen können, so namentlich häufig bei Infusorien, eine mit besonderer Kontraktilität ausgestattete Wandschicht erhalten und werden dann als kontraktile Vakuolen oder Behälter bezeichnet.

Im Gegensatz zu den pflanzlichen Zellen kommt in den tierischen Elementarteilen Vakuolenbildung und Saftausscheidung außerordentlich selten vor. Am häufigsten wird sie noch in Organen angetroffen, die im Körper eine gewisse Stützfunktion zu erfüllen haben. Die Tentakeln mancher Cölenteraten, gewisse Körperanhänge von Anneliden besitzen in ihrer Achse, ebenso wie die Chorda dorsalis der Wirbeltiere, verhältnismäßig große, blasige Zellen, die nach außen durch eine feste Membran abgegrenzt sind und im Innern fast nur Zellsaft und eine sehr geringe Quantität Protoplasma nebst Kern enthalten. Auch hier werden, wie bei den Pflanzen, die festen Zellwände infolge osmotisch wirksamer Substanzen des Saftes prall gespannt sein. Obwohl über die Turgeszenz der hier in Frage kommenden Organe noch keine experimentellen Untersuchungen vorgenommen worden sind, läßt es sich doch nur in dieser Weise verstehen, daß die Chorda als ein stützender Stab im Körper der Wirbeltiere Verwendung findet. Indem die zahlreichen turgeszenten, kleinen Chordazellen nach außen durch eine feste, elastische Scheide zu einem Organe verbunden und gegen die Umgebung abgegrenzt sind, werden ihre einzelnen Turgorkräfte sich summieren und durch innern Druck die gemeinsame Scheide in Spannung erhalten.

Saftaufnahme findet sich, wie beim Protoplasma, auch bei der Kernsubstanz und dient wohl hier dem Zweck, den aktiven Substanzen, dem Linin und Chromatin, eine größere Oberfläche zu verleihen und sie mit Nährflüssigkeit in direktere Beziehung zu setzen. Einen wie großen Umfang die Saftaufnahme erreichen kann, erfährt man am besten, wenn man das Volumen der kompakt gewordenen Kernsubstanz im Kopf eines Samenfadens mit dem Volumen vergleicht, welches der Samenkern kurze Zeit nach der Befruchtung im Ei darbietet (s. Kapitel Befruchtung).

Während die Bildung von Saftvakuolen in tierischen Zellen selten ist, werden bei ihnen dagegen häufig weiche oder feste Substanzen:

Digitized by Google

Fett, Glykogen, Schleim, Albuminate und Gemische von mehreren festen Substanzen abgesondert und aufgespeichert. Bei reichlicher Entwicklung von Einschlüssen wird das Protoplasma ebenfalls zu einem Netzwerk, wie in der Tradescantiazelle, umgewandelt, nur daß die Zwischenräume anstatt mit Saft mit dichteren Substanzen erfüllt sind.

Fett wird, wie der Zellsaft in jungen Pflanzenzellen, zuerst in kleinen Tröpfchen im Protoplasmakörper ausgeschieden. Wie dort die Saftvakuolen, vergrößern sich später die Fetttröpfchen, verschmelzen untereinander und stellen schließlich einen einzigen großen Tropfen dar.

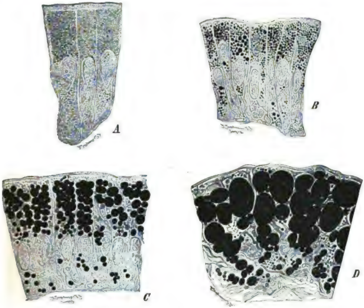


Fig. 54. A—D **Fettresorption beim Frosch** nach KREHL.

Dieser füllt in der typischen Fettzelle des Fettgewebes ihren ganzen Binnenraum aus und wird nach außen nur von einer dünnen Protoplasmaschicht mit Kern und einer feinen Zellmembran umschlossen. Von den Veränderungen, die bei der Resorption fettreicher Nahrung in den Epithelzellen des Darmkanals zu beobachten sind, gibt KREHL eine lehrreiche Zusammenstellung aufeinanderfolgender Stadien, gestützt auf experimentelle Untersuchungen, die er am Darm des Frosches angestellt hat. Am Anfang der Resorption zeigt die Epithelzelle äußerst zahlreiche, kleinste Fettkörnchen, die infolge von Osmiumbehandlung als schwarze Punkte kenntlich werden (Fig. 54 A). Auf einem zweiten Stadium sind einzelne Körner erheblich vergrößert (Fig. 54 B), während die kleinsten in Abnahme begriffen sind. Später (Fig. 54 C und D) entstehen durch Ver-

schmelzung noch größere und weniger zahlreiche Tropfen; endlich haben sich einige wenige, intensiv durch Osmium geschwärzte, kolossale Fettkugeln gebildet, welche in großen Vakuolen des Protoplasma eingebettet sind und den Zellenkörper stellenweise auftreiben.

Glykogen sammelt sich in den Leberzellen in einzelnen Tropfen an, die bei Zusatz von Jodjodkalium eine mahagonibraune Farbe annehmen und sich dadurch kenntlich machen lassen.

Schleimbildende Substanz (Mucigen) wird zuerst im Protoplasma in kleinen Tröpfchen abgeschieden und nimmt allmählich an Menge oft so zu, daß die mit ihrer Bereitung betrauten Zellen (Fig. 55) zu Blasen angeschwollen sind oder die Form eines Bechers angenommen haben. Das Protoplasma ist meist an der Basis der Zelle, wo sich dann auch der Kern befindet, noch etwas reichlicher vorhanden, umgibt von hier die mucigene Substanz mit einer dünnen Hülle und breitet sich auch mit einzelnen Fäden netzartig in ihr aus. Durch Färbung mit manchen Anilinfarben läßt sich die mucigene Substanz vom Protoplasma schärfer unterscheiden.

Fig. 55. Fig. 56.

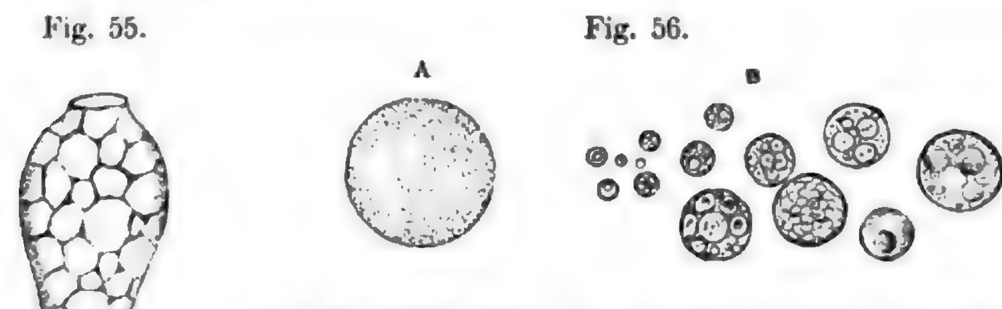


Fig. 55. **Becherzelle aus dem Blasenepithel von Squatina vulgaris in Müllerscher Flüssigkeit erhärtet.** Nach List Taf. I, Fig. 9.

Fig. 56. **Dotterelemente aus dem Ei des Huhns.** Nach Balfour. A Gelber Dotter. B Weißer Dotter.

Größere Festigkeit gewinnen die inneren Plasmaprodukte sehr häufig in den Eizellen, die sich in der verschiedensten Weise mit Reservestoffen beladen. Nach ihrer Form werden sie als Dotterkügelchen (Fig. 56), Dotterkörner, Dotterplättchen unterschieden und stellen meist in chemischer Hinsicht ein Gemisch von Albuminaten und Fetten dar. Oft scheint die Eizelle fast ganz aus ihnen zu bestehen. Das Protoplasma füllt nur die kleinen Lücken zwischen ihnen aus, wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks; auf dem Durchschnitt durch ein Ei erscheint es als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und größeren Maschen die Reservestoffe liegen. Nur an der Oberfläche des Eies und in der Umgebung des Keimbläschens findet sich Protoplasma als eine dickere, zusammenhängende Schicht.

Aehnliche Plasmaprodukte, wie in tierischen, kommen auch in pflanzlichen Zellen vor, hier aber gewöhnlich nur in einzelnen besonderen Organen, die entweder speziell zur Aufspeicherung von Reservestoffen oder wie die Samen zur Reproduktion dienen. Dann finden sich die Zellen mit Oeltropfen erfüllt (ölige Samen) oder mit Körnern verschiedener Eiweißsubstanzen (Vitellin, Kleber, Aleuron) oder mit Eiweißkristalloiden oder mit Stärkekörnern, auf die später noch genauer einzugehen ist.

Digitized by Google

b) Die durch formative Tätigkeit entstandenen geformten Plasmaprodukte. Die Metaplasmen.

Außer den in Abschnitt a) besprochenen ungeformten und leblosen Substanzen, die beim Stoffwechsel der Zelle bald aufgespeichert, bald wieder wie Fett, Glykogen und Stärke beim Lebensprozeß als Kraftquelle aufgebraucht oder an andere Zellen abgegeben, bald wieder als Sekrete ausgeschieden werden, daher sehr veränderliche Bildungen sind, gibt es andere, die einen höheren Grad von Organisation erreichen und eine bestimmte Funktion in der Zelle dauernd zu erfüllen haben. Sie können entweder auf der Oberfläche oder im Innern des Protoplasmakörpers zur Differenzierung kommen und je nachdem als innere oder äußere Protoplasmaprodukte unterschieden werden.

a) Die inneren Plasmaprodukte.

Hierher gehören die inneren Skelettbildungen, dann verschiedenartige Differenzierungsprodukte, welche als Organe der Zelle, als ihre Organoide, zusammengefaßt werden können: in den Pflanzenzellen die Trophoplasten, in tierischen Zellen ein Teil der als Granula beschriebenen Gebilde, Chondriosomen, Mitochondrien, Nebenkerne, Dotterkerne etc., die Nesselkapseln der Cölenteraten, endlich die Bindegewebsfibrillen, Muskel- und Nervenfibrillen usw. Leider sind wir über die feineren Vorgänge, durch welche sich diese sehr verschiedenartigen Gebilde aus der lebenden Substanz der Zelle entwickeln, noch so wenig unterrichtet, daß es unmöglich ist, sie auf ein gemeinsames, einheitliches Bildungsprinzip zurückzuführen. Wir befinden uns hier etwa in derselben Lage, wie vor 100 Jahren bei der Frage nach dem elementaren Aufbau der Organismen, also vor der Entdeckung des Prinzips der Zellenbildung; daher müssen wir uns darauf beschränken, die inneren Plasmaprodukte in der angegegenen Reihenfolge nacheinander zu besprechen.

1. Innere Skelette finden sich im Körper vieler Protozoen, namentlich aber in großer Mannigfaltigkeit und Zierlichkeit bei den Radiolarien. Sie setzen sich bald aus regelmäßig angeordneten Stäben, bald aus zierlichen, durchbrochenen Gitterkugeln, bald aus beiderlei Bildungen vereint (Fig. 57) zusammen. Bei einigen Familien der Radiolarien bestehen sie aus einer organischen, in Säuren und Alkalien löslichen Substanz, bei den meisten dagegen aus Kieselsäure, die an ein organisches Substrat, wie im Knochen der Wirbeltiere die phosphorsauren Salze an das Ossein, gebunden ist. Alle diese Skelette haben eine für die Species konstante und charakteristische Form und lassen ganz gesetzmäßige Verhältnisse in ihrer Entwicklung (Richard Hertwig IV 1879) erkennen.

2. Die Chromatophoren oder Trophoplasten sind hochorganisierte Differenzierungsprodukte des pflanzlichen Protoplasma; ihnen kommt dieselbe Konstanz wie dem Zellkern und eine große funktionelle Selbständigkeit zu. Sie dienen als Unterlage für spezifische chemische Prozesse, vermöge deren sie ganz besondere Aufgaben im Stoffwechsel der Zelle verrichten; daher können sie geradezu als Stoffwechselorganoide bezeichnet werden. Ein Teil von ihnen ist sogar für die pflanzliche Ernährung besonders wichtig, da sich die Kohlensäureassimilation und die Stärkebildung in ihnen abspielt (Meyer IV 1881, 1883).

Digitized by Google

Die Trophoplasten (Fig. 58) sind kleine, meist kugelige oder ovale Körner aus einer dem Protoplasma verwandten, aber doch von ihm unterscheidbaren Substanz. Sie sind leicht durch Wasser und Reagentien bei der Präparation zerstörbar und werden am besten durch Jodtinktur oder durch konzentrierte Pikrinsäure fixiert. In Nigrosin färben sie sich alsdann stahlblau, so daß sie sich vom Protoplasmakörper scharf abheben. Sie finden sich oft in großer Anzahl in der Zelle und können in aktiver Weise ihre Form verändern. Nach den Untersuchungen von SCHMITZ (IV 1882), SCHIMPER (IV 1881, 1883) und MEYER (IV 1881, 1883) scheint eine direkte Neuentstehung von Trophoplasten im Protoplasma nicht vorzukommen, dagegen vermehren sie sich wie die Kerne durch zeitweise eintretende Teilung. Die Trophoplasten, die schon in der pflanzlichen Eizelle enthalten sind, würden somit den entsprechenden Gebilden aller aus ihr hervorgegangenen Zellgenerationen den Ursprung gegeben haben.

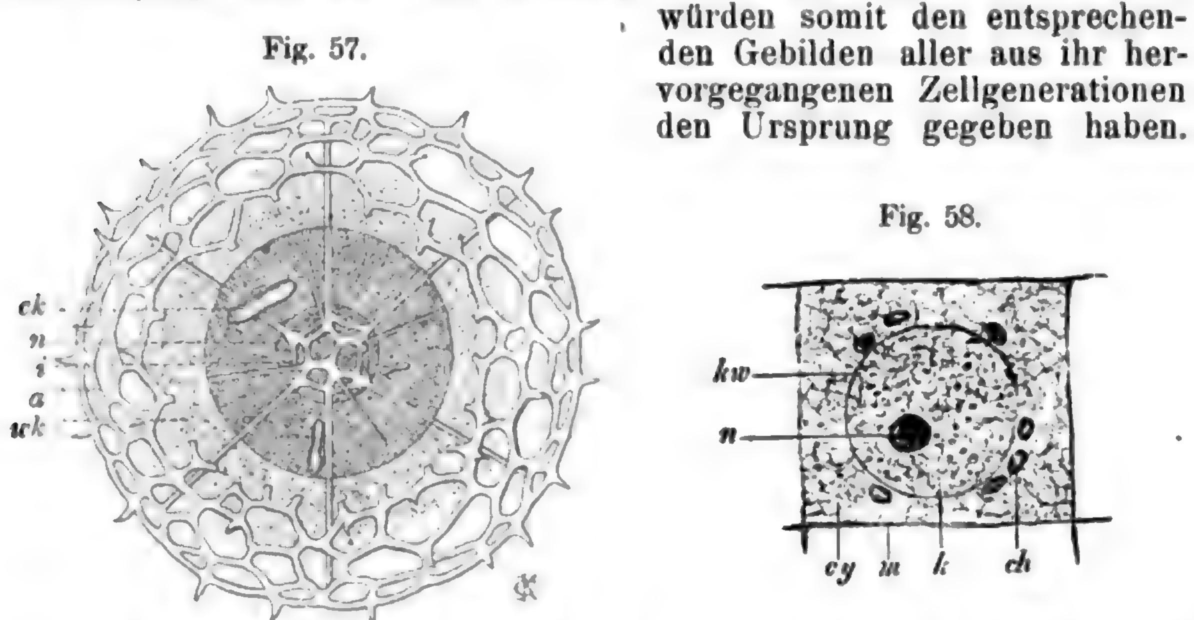


Fig. 57. **Haliomma erinaceus.** Aus R. HERTWIG, Zoologie. *a* äußere, *i* innere Gitterkugel, *ck* Zentralkapsel, *wk* extrakapsulärer Weichkörper, *n* Binnenbläschen (Kern).

Fig. 58. **Embryonale Zelle aus dem Vegetationskegel einer phanerogamen Pflanze,** *k* Zellkern, *kw* Kernwandung, *n* Kernkörperchen, *cy* Cytoplasma, *ch* Chromatophoren, *m* Zellwandung. Etwas schematisiert. Vergr. ca. 1000. Aus Lehrb. d. Botanik, STRASBURGER, NOLL etc.

Es gibt verschiedene Arten pflanzlicher Trophoplasten; morphologisch werden sie besonders dadurch voneinander unterscheidbar, daß die in ihnen ablaufenden, spezifischen chemischen Prozesse leicht zu erkennende Produkte liefern, Chlorophyll, Stärke oder beide zusammen oder verschiedenartige Pigmente; sie werden auch danach als Stärkebildner, Chlorophyllkörner und Farbstoffkörner unterschieden (Amylo- oder Leukoplasten, Chloroplasten, Chromoplasten).

Die meisten Stärkebildner (Fig. 59) finden sich in den nicht assimilierenden Zellen junger Pflanzenorgane und aller unterirdischen Teile, sowie in den Stengeln und Blattstielen. In den Scheinknollen von Phajus grandifolius, die für die Untersuchung besonders geeignet sind, stellen sie von der Fläche gesehen ellipsoide, feinkörnige Scheiben dar, in der Profilansicht erscheinen sie stäbchenförmig und heben sich bei Behandlung mit Pikronigrosin durch stahlblaue Farbe vom umgebenden Protoplasma ab. An einer Breitseite der Scheibe sitzt ein kleineres oder größeres Stärkekorn. Das kleinere ist ringsum von einem

zed by Google

dünnen Ueberzug der Substanz des Leukoplasten umschlossen, das größere nur an der ihm zugekehrten Oberfläche. Im zweiten Fall zeigt es eine exzentrische Schichtung, und zwar derart, daß der Punkt, um den sich die Schichten herumlegen, sich in der Nähe der vom Leukoplasten abgewandten Oberfläche befindet. An dieser sind infolgedessen die Schichten sehr dünn und verdicken sich dann allmählich nach dem Stärkebildner zu, woraus hervorgeht, daß sie von ihm aus wachsen und ernährt werden. Oft ist in der Substanz des Stärkebildners noch ein stäbchenförmiger Eiweißkristall an der vom Amylumkorn abgewandten Fläche wahrzunehmen. Da nun Stärke, wie wir früher gesehen haben, nur in grünen Pflanzenteilen durch Synthese erzeugt werden kann, sind die weißen Stärkebildner nicht als ihre eigentlichen Ursprungsstätten zu betrachten. Vielmehr müssen die Leukoplasten die Stärke in gelöster Modifikation, vielleicht als Zucker, von den Orten, wo die Assimilation vor sich geht, bezogen haben, so daß dann ihre Aufgabe nur darin besteht, die gelöste Substanz wieder in ein festes und organisiertes Produkt umzuwandeln.

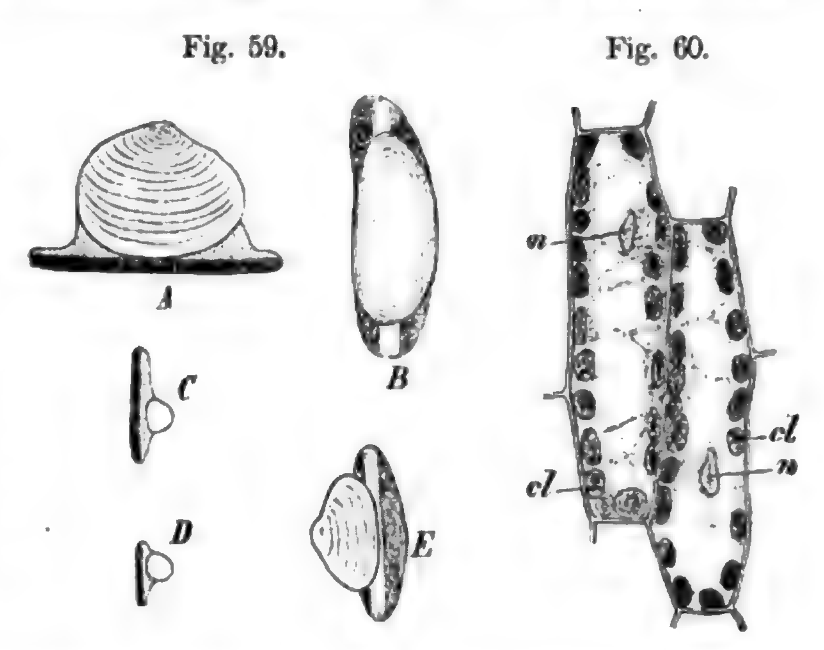


Fig. 59. **Phajus grandifolius, Stärkebildner aus der Knolle.** Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum. A, C, D und E von der Seite, B von oben, E grün gefärbt. Vergr. 540.

Fig. 60. **Zwei Zellen mit Chlorophyllkörnern** (*cl*) **aus dem Blatt des Laubmooses Funaria hygrometrica.** *n* Zellkerne. Vergr. 300.

Mit den Stärkebildnern sind die Chlorophyllkörner (Fig. 60) nahe verwandt; denn sie können direkt aus ihnen durch Umbildung hervorgehen, indem sich in ihrer Substanz unter dem Einfluß des Lichtes Chlorophyll entwickelt. Die Leukoplasten ergrünen dann, nehmen an Größe zu und verlieren ihre Stärkekörner, die aufgelöst werden. Auf der anderen Seite nehmen die Chlorophyllkörner auch aus den farblosen Trophoblasten, die an den Vegetationspunkten als indifferente Anlagen vorkommen, ihren Ursprung. Endlich vermehren sie sich durch Teilung (Fig. 61); unter Zunahme ihrer Substanz strecken sie sich in die Länge und werden biskuitförmig, worauf sie schließlich in ihrer Mitte durchgeschnürt werden. Sie finden sich in mehr oder minder großer Menge meist in der oberflächlichen Schicht des Protoplasma unmittelbar unter der Zellulosemembran (Fig. 60).

Die Chlorophyllkörner bestehen aus einer Grundlage, welche die Reaktionen des Eiweißes darbietet, und aus einem das Stroma durchtränkenden, grünen Farbstoff, dem Chlorophyll oder Blattgrün. Dasselbe läßt sich durch Alkohol extrahieren und zeigt in der Lösung deutliche Fluoreszenz, indem es in durchfallendem Licht grün, in re-

Digitized by Google

flektiertem Licht blutrot aussieht. In den Chlorophyllkörnern sind gewöhnlich mehrere sehr kleine Stärkekörnchen eingeschlossen, die in ihnen durch Assimilation gebildet worden sind. Am besten lassen sie sich, nachdem das Chlorophyll durch Alkohol ausgezogen ist, durch Zusatz von Jodtinktur nachweisen; sie werden daher als „Assimilationsstärke" von der Reservestärke unterschieden, die meist aus vielmals größeren Körnern besteht, sich in gewissen Reservestoffbehältern der Pflanzen, z. B. den Kartoffelknollen, angehäuft findet und durch einfache Umwandlung löslicher, in der Pflanze zirkulierender Kohlenhydrate, wie Glukose, in eine unlösliche Verbindung ihren Ursprung nimmt.

Fig. 61. **Chlorophyllkörner aus dem Blatte von Punaria hygrometrica, ruhend und in Teilung.** Vergr. 540. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum.

Die in den Chloroplasten assimilierten kleinen Stärkekörnchen werden nach einiger Zeit wieder in ein lösliches Kohlenhydrat übergeführt und in diesem Zustand an andere Pflanzenteile als Nährmaterialien abgegeben. Eine derartige Auflösung tritt z. B. ein, wenn eine Pflanze längere Zeit im Dunkeln gehalten worden ist. Die eingetretene Veränderung läßt sich leicht mittelst der Jodprobe nachweisen, nämlich dadurch, daß man ein Blatt zunächst in absoluten Alkohol einlegt, und nachdem alles Chlorophyll aus ihm ausgezogen ist, es in eine Jodlösung überträgt. War das Blatt belichtet gewesen, so nimmt es eine schwarzblaue Färbung an, da die Chloroplasten jetzt Stärke führen, die sich in Jod bläut. Dagegen unterbleibt die Blaufärbung bei einem Blatt, das längere Zeit im Dunkeln verweilte und daher seine Stärke wieder verloren hat.

Fig. 62. **Pflanzenblatt nach der angegebenen Methode mit Jod gefärbt.** Nach PFEFFER.

Nach dieser Methode kann man auch Figuren und Worte auf der Oberfläche größerer Blätter gleichsam hervorzaubern, wenn man eine im Dunkeln gehaltene Pflanze ins Sonnenlicht stellt, zuvor aber einige Blätter mit Stanniol bedeckt, aus welchem man eine Figur oder ein Wort ausgeschnitten hat. Bei Vornahme der Jodprobe tritt auf dem Pflanzenblatt die Figur oder das Wort in schwarzblauer Farbe hervor, weil nur diese Stellen belichtet waren und Stärke haben bilden können (Fig. 62).

Wie durch die Untersuchungen von STAHL gezeigt worden ist, können die Chlorophyllkörner, abgesehen von den zweckmäßigsten Verlagerungen, welche sie durch Strömung des Protoplasma erfahren (s. Kap. VII [IIb]), auch aktiv ihre Gestalt in auffälliger Weise unter dem Reiz der Lichtstrahlen verändern. Während sie in diffusem Tageslicht polygonale Scheiben darstellen, welche ihre Breitseite der Lichtquelle zugekehrt haben, ziehen sie sich in direktem Sonnenlicht zu kleinen Kugeln oder ellipsoiden Körpern zusammen. Sie führen dadurch eine für die Chlorophyllfunktion zweckmäßige Bewegung aus und erreichen durch sie, „daß sie dem Sonnenlicht eine kleinere, dem diffusen Tageslicht aber eine größere Fläche zur Aufnahme der Strahlen darbieten. Uns aber

Digitized by Google

geben sie dadurch einen Einblick in den hohen Grad ihrer inneren Differenzierung, wie wir ihn durch das einfache Studium ihrer chemischen Tätigkeit bei weitem nicht hätten gewinnen können" (DE VRIES IV 1889). Wie die **Kerne**, erscheinen sie im Hinblick auf ihre Vermehrung durch Teilung, im Hinblick auf ihr aktives Bewegungsvermögen und auf ihre Funktion beim Assimilationsprozeß als sehr selbständige, hochindividualisierte Plasmagebilde.

Endlich sind als eine besondere Abart der Trophoplasten noch die Farbkörner zu erwähnen, auf welche namentlich die gelbe und orangerote Färbung vieler Blüten zurückzuführen ist. Sie bestehen aus einem protoplasmatischen Substrat, das meist sehr unregelmäßig gestaltet ist und bald die Form einer Spindel, einer Sichel, eines Dreiecks oder eines Trapezes hat. In dem Substrat sind Farbstoffkristalle abgelagert. Auch

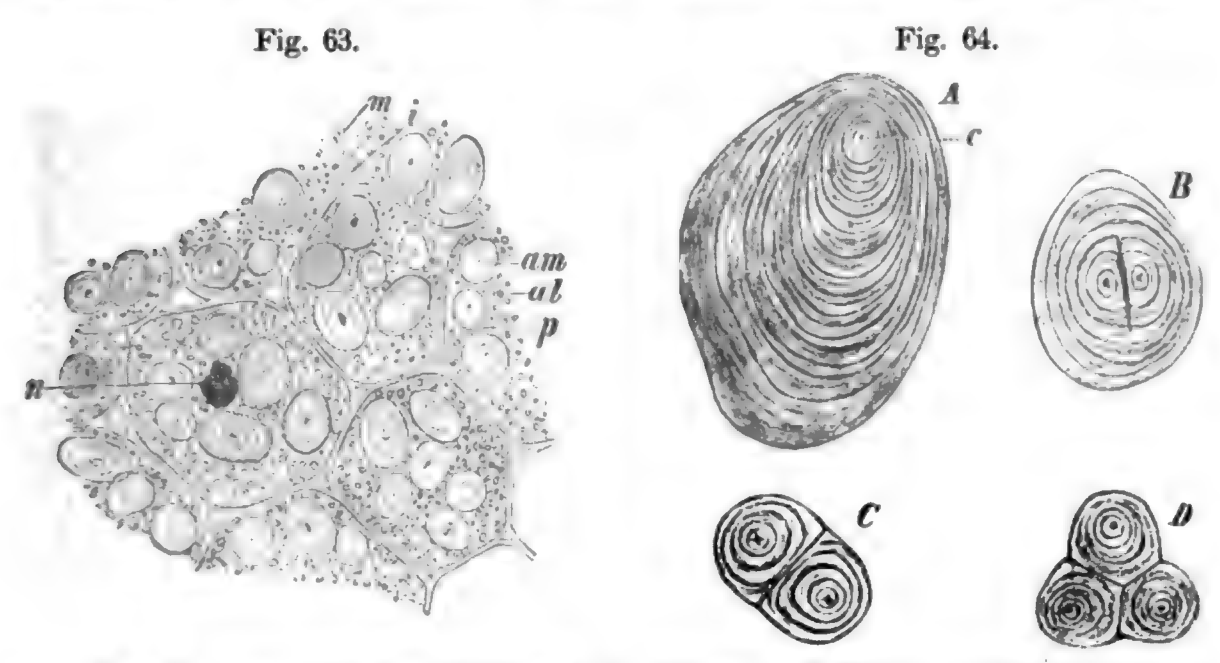


Fig. 63. **Aus den Keimblättern der Erbse.** *m* Zellhaut, *i* Intercellularraum, *am* Stärke, *al* Aleuronkörner, *p* Grundsubstanz, *n* Zellkern. Vergr. 240.

Fig. 64. **Stärkekörner aus der Kartoffelknolle.** Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum Fig. 7. A einfaches, B ein halb zusammengesetztes, C und D ganz zusammengesetzte Stärkekörner, *c* der organische Kern. Vergr. 540.

hier läßt sich an geeigneten Objekten die allmähliche Entstehung der Farbkörper aus farblosen Trophoplasten nachweisen. Auch hier hat WEISS spontane Bewegungen und Formveränderungen wahrgenommen.

Die Besprechung der verschiedenen Arten der pflanzlichen Trophoplasten schließen wir ab, indem wir noch genauer auf die Struktur der Stärkeköner eingehen, welche durch die Untersuchungen von NÄGELI (IV 1858, 1881) und die daran geknüpften Schlußfolgerungen eine große theoretische Bedeutung gewonnen haben. Die Stärkekörner (Fig. 63) zeigen in der Pflanzenzelle hinsichtlich ihrer Größe außerordentliche Verschiedenheiten. Auf der einen Seite sind sie so klein, daß sie bei der stärksten Vergrößerung nur als ein Punkt erscheinen; so finden sie sich in den Chlorophyllkörnern, also den Organen, in denen sie durch Assimilation gebildet werden (Assimilationsstärke); auf der anderen Seite können sie bis zu einem Umfang von 0,2 mm heranwachsen, und zwar in den Amyloplasten, in denen die löslichen, zirkulierenden Kohlenhydrate in die unlösliche Modifikation der Reservestärke über-

Digitized by Google

geführt werden. In diesem Fall sind die Zellen von Stärkekörnern oft ganz vollgepfropft (Fig. 63). Charakteristisch ist ihre Reaktion bei Zusatz von Jodlösungen. Je nach der Konzentration der Lösung nehmen sie eine hellblaue bis schwarzblaue Färbung an. In warmem Wasser quellen sie beträchtlich auf und gehen beim weiteren Kochen in Kleister über. Die Form der Stärkekörner ist bald oval, bald rundlich, bald mehr unregelmäßig. Bei stärkeren Vergrößerungen ist an ihnen eine deutliche Schichtung zu erkennen, indem auf dem optischen Durchschnitt breitere, helle mit schmäleren, dunklen Streifen abwechseln. NÄGELI erklärt diese Erscheinungen in der Weise, daß er das Stärkekorn aus wasserärmeren und wasserreicheren Lamellen von Stärkesubstanz zusammengesetzt sein läßt. STRASBURGER (IV 1882) dagegen deutet „die dunkleren Linien als die besonders markierten Adhäsionsflächen der aufeinanderfolgenden Lamellen“, die er sich mehr oder weniger vollständig gleichen läßt.

Die Lamellen (Fig. 64) sind um einen sogenannten Kern angeordnet, der entweder das Zentrum des ganzen Korns einnimmt (B, C), oder was häufiger der Fall ist, sehr exzentrisch gelegen ist (A). Auch finden sich nicht selten Stärkekörner, bei denen um zwei (B, C) bis drei (D) Kerne mehrere Lamellensysteme angeordnet sind; sie werden daher als zusammengesetzte den Körnern mit einem einfachen Schichtungskern gegenübergestellt. Bei zentraler Lage desselben zeigen die ihn umgebenden Stärkeschichten überall nahezu die gleiche Dicke. Bei exzentrischer Lage dagegen gehen nur die innersten Schichten kontinuierlich um ihn herum, die peripheren besitzen die größte Dicke an der vom Kern abgewandten Seite des Korns, verdünnen sich, je mehr sie sich ihm nähern, und werden schließlich an der Seite, nach welcher der exzentrische Kern zu liegt, so fein, daß sie von den Nachbarlamellen nicht mehr zu unterscheiden sind, oder laufen überhaupt ganz frei aus. In jedem Stärkekorn nimmt der Wassergehalt von der Oberfläche nach dem Zentrum zu. Das Schichtungszentrum ist am wasserreichsten, die oberflächlichste, an das Protoplasma angrenzende Schicht zeigt das dichteste Gefüge. Hierauf ist die Erscheinung zurückzuführen, daß bei dem Austrocknen der Stärkekörner Risse im Kern und von diesem ausstrahlend nach der Peripherie hin entstehen (NÄGELI IV 1858).

Wie schon oben erwähnt, nehmen bei den Pflanzen die Stärkekörner gewöhnlich nicht direkt im Protoplasma, sondern in besonderen Organoiden, den Stärkebildnern (Amyloplasten und Chlorophyllkörnern) ihren Ursprung. Je nachdem nun das Korn im Innern eines solchen oder an seiner Oberfläche angelegt wird, erklärt sich nach den Untersuchungen von SCHIMPER (IV 1881) und A. MEYER (IV) die oben beschriebene, verschiedenartige Schichtung. Im ersten Fall bilden sich die Stärkelamellen gleichmäßig um den Kern herum, da sie von allen Seiten her gleichmäßig von der Substanz des Stärkebildners ernährt werden. Im zweiten Fall befindet sich der über die Oberfläche des Stärkebildners vorspringende Teil des Stärkekorns unter ungüstigeren Wachstumsbedingungen. Es wird daher viel mehr Substanz an der dem Stärkebildner zugekehrten Fläche des Korns ausgebildet, die Schichten fallen hier dicker aus und verjüngen sich nach der entgegengesetzten Fläche. Infolgedessen wird der Kern, um welchen die Schichten herumgelegt sind, immer mehr über die Oberfläche des Stärkebildners hinausgeschoben und nimmt dementsprechend eine exzentrische Lage im Schichtensystem ein (Fig. 59 A).

Digitized by Google

Daß die Stärkekörner durch Auflagerung neuer Schichten an der Oberfläche, also durch Apposition wachsen, geht im Gegensatz zu der ursprünglichen Auffassung von Nägeli aus den neueren Untersuchungen von Schimper und A. Meyer (IV 1895) und namentlich aus einer Beobachtung von Schimper (IV 1881) hervor. Derselbe fand Stärkekörner, an deren Oberfläche ein Auflösungsprozeß stattgefunden hatte, dann aber wieder unterbrochen worden war. Denn um das korrodierte Korn hatten sich wieder frische Schichten herum gebildet. Daneben könnte allerdings immerhin noch ein Wachstum durch Intussuszeption, wie bei der pflanzlichen Zellhaut einhergehen. Auch Pfeffer (I 1904, II p. 40) hält an der Möglichkeit eines solchen nach wie vor fest.

A. Meyer (IV 1895) vergleicht das Stärkekorn einem Sphärokristall und läßt es nach Art eines solchen wachsen. Als seine Bausteine nimmt er kleinste, mikroskopisch nicht sichtbare Kriställchen an, die er Trichiten nennt und mit ihrem längsten Durchmesser in radiärer Richtung angeordnet sein läßt. Er nähert sich hierin der alten Grundanschauung von Nägeli, der ja ebenfalls die das Stärkekorn aufbauenden, unsichtbaren Mizellen kristallinische Gebilde sein läßt.

Nach den Angaben von Strasburger werden Stärkekörner in einzelnen Fällen auch direkt im Protoplasma ohne Mitwirkung besonderer Stärkebildner erzeugt. In den Markstrahlzellen der Koniferen fand dieser Forscher ihre erste Anlage als winzige Körnchen in den Strängen des Plasmanetzes eingeschlossen. Wenn sie größer geworden sind, liegen sie deutlich in Plasmataschen, deren Innenwand etwas lichtbrechender ist und Mikrosomen führt.

3. Die Granula. Sehr viel mannigfaltiger als bei den Pflanzen verhalten sich die inneren Plasmaprodukte bei den Tieren; sie bieten aber hier der Forschung zum Teil erheblich größere Schwierigkeiten dar, da manche von ihnen außerordentlich klein sind. Besonders gilt dies von den sogenannten „Granula", unter welchem Namen zurzeit wohl noch ganz ungleichwertige Gebilde zusammengefaßt werden. Auf der einen Seite bezeichnet man als Granula leblose Produkte des Stoffwechsels, die in kleine Wabenräume des Protoplasma eingebettet und im vorausgegangenen Abschnitt beschrieben worden sind, Fettkörnchen, Sekret- und Exkrettröpfchen, bei Vitalfärbung aufgenommene und in kleinsten Wabenkämmerchen abgeschiedene Farbstofftröpfchen (Fig. 48, 49 und Erklärung dazu auf p. 72) etc.; sie sollen uns hier nicht weiter beschäftigen. Von ihnen sind nach unserer Meinung granuläre Bildungen zu unterscheiden, die eigenartig differenzierte Teilchen des lebenden Protoplasma selbst sind und wie die Zentrosomen eine ihnen eigene Aktivität besitzen, vermöge deren sie eine spezielle Aufgabe im Zellenleben verrichten; sie sind mit Eigenwachstum und vielleicht auch mit der Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, begabt, obwohl es wegen ihrer meist außerordentlichen Kleinheit noch an Beobachtungen hierüber fehlt. Diese zweite Art von Granula würde somit in vieler Hinsicht mit den Trophoplasten pflanzlicher Zellen auf eine Stufe zu stellen sein, wenn sie auch sehr viel kleiner und dementsprechend schwieriger zu untersuchen sind.

M. Heidenhain hat einen großen Teil seines Werkes über Plasma und Zelle der Granulalehre gewidmet und vertritt hierbei im großen und ganzen den auch von mir eingenommenen Standpunkt, daß unter dem Sammelnamen Granula auch wichtige Elemente des Zelleninhalts mit inbegriffen sind, Elemente, „die von lebenden Teilen der Zelle abstammen

Digitized by Google

und daher zu den Trägern der Automatie des Lebens gehören". Er nennt sie auch lebende Individualitäten oder Histomeren der niedersten Ordnung (Grenzkörperchen, Peratomeren) und bespricht unter ihnen in ausführlicher Weise eine Gruppe als Stoffwechselorganellen. Im Rahmen unserer allgemeinen Biologie, in welcher über die verschiedenartigsten Aufgaben aus dem Gesamtgebiet der Zellentheorie ein kurzer Ueberblick gegeben werden soll, kann nur in wenigen Sätzen auf das noch so wenig durchgearbeitete Spezialgebiet eingegangen werden, obwohl es in Zukunft gewiß noch eine große Bedeutung gewinnen wird. Wer sich noch eingehender über die Granulaliteratur, die schon in wenigen Jahrzehnten einen großen Umfang erreicht hat, unterrichten will, sei auf die zahlreichen Schriften von MEVES (IV 1900—1918) und auf das Handbuch von HEIDENHAIN verwiesen.

Die Darstellung wird durch die Vielheit verschiedener Namen, die im Laufe der letzten Jahre den an diesem und jenem Objekt be-

A B

Fig. 65. **Chondriosomen vom Hühnchen.** Nach MEVES aus HEIDENHAINS Plasma und Zelle. A Epidermiszellen eines Embryo von 27 Stunden. B Mesenchymzellen aus dem Urwirbelkern eines Embryo von 53 Stunden.

obachteten Protoplasmaeinschlüssen von den einzelnen Forschern gegeben worden sind, etwas erschwert und für den Leser verwickelt gemacht. Es handelt sich eben hier noch um ein im Werden begriffenes Forschungsgebiet. Mit MEVES und HEIDENHAIN betrachten wir als die einfachsten, hierher gehörigen Formelemente des Protoplasma, die Chondriosomen (Plastosomen).

Chondriosomen sind kleinste, aber wohlindividualisierte Körnchen oder kürzere und längere, häufig etwas gewundene Fädchen, die mit den von BENDA und MEVES ausgebildeten Methoden in vielen embryonalen Zellen nachgewiesen werden können. Fig. 65 A und B veranschaulicht uns dieselben von den Epidermiszellen (A) und den Mesenchymzellen (B) eines 27 und 53 Stunden alten Hühnerembryo. Gleiche Gebilde sind mit dem MEVESschen Verfahren auch in den jugendlichen und ausgewachsenen Zellen von Pflanzen (Fig. 66), z. B. an den Wurzel- und Stengelspitzen, beobachtet worden (LEWITSKY, MEVES). Aus dem gelegentlichen Auftreten von Hantelfiguren, die dadurch entstehen, daß die Stäbchen an den beiden Enden anschwellen und sich gleichzeitig in der

Digitized by Google

Mitte verdünnen, hat man auf eine Vermehrung der Chondriosomen durch Teilung geschlossen. Die in embryonalen Zellen weit verbreiteten Chondriosomen läßt MEVES bei den späteren Differenzierungsprozessen der Gewebe eine große Rolle spielen; er erblickt in ihnen „das materielle Substrat, welches in den spezifischen Substanzen der verschiedenen Gewebe different wird“; auf sie führt er die Entstehung der Neuro- und Myofibrillen zurück; aus ihrer Umbildung läßt er Drüsengranula, Pigmentgranula, Fettkörner, Dotterkörner etc. hervorgehen. Auch LEWITSKY leitet aus der weiteren Entwicklung der Chondriosomen in den Embryonalzellen der Stengel- und Wurzelspitzen die schon auf p. 91—95 besprochenen Chloroplasten und Leukoplasten ab.

Den von MEVES in seiner Chondriosomenlehre eingenommenen Standpunkt habe ich auch bereits in den verschiedenen Auflagen meiner allgemeinen Biologie (1906 Aufl. II, p. 52) vertreten, indem ich in lebenden Teilkörpern der Zelle, den Bioblasten, das gemeinsame Grundelement für zahlreiche, verschiedene, im Protoplasma entstehende, mit besonderen Funktionen betraute Differenzierungsprodukte erblicke. Auf einige spezielle Beispiele sei jetzt noch näher eingegangen.

Fig. 66.

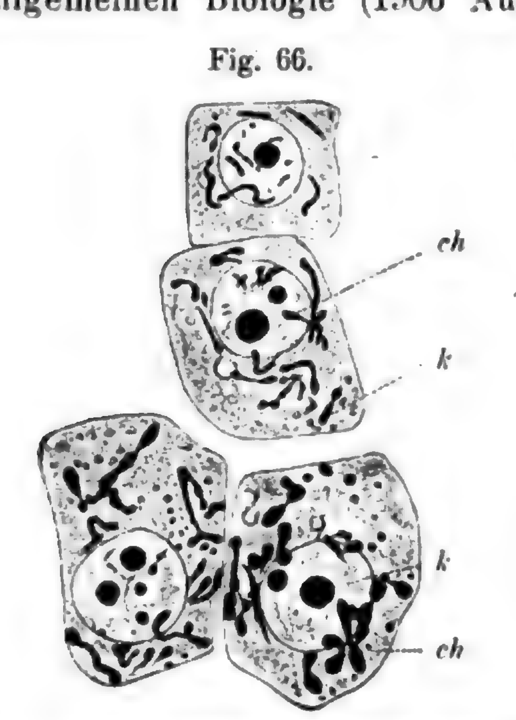


Fig. 67.

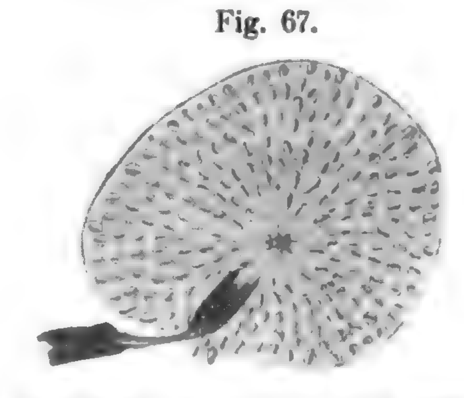


Fig. 66. **Vier der Stengelspitze eines Keimlings von Asparagus officinalis entnommene Zellen.** *k* Kern. *ch* Chondriosomen. Nach LEWITSKY.

Fig. 67. **Spermatocyte von Ascaris megalocephala** auf dem Stadium der Durchschnürung: durch Zerzupfung ist die eine Tochterzelle zerstört, ihre zwei Chromosomen sind isoliert und hängen noch durch Lininfäden mit den entsprechenden Elementen der anderen Tochterzelle zusammen. Auf den Dotterkonkrementen ist eine besondere, durch Alaunfuchsin scharf dunkelrot gefärbte Substanz in Stäbchenform zu unterscheiden. Nach OSCAR HERTWIG.

Den Trophoplasten pflanzlicher Zellen habe ich Gebilde verglichen, welche ich schon vor längerer Zeit bei der Spermiogenese von Ascaris megalocephala beobachtet und beschrieben habe. Bekanntlich werden hier nicht nur in den jungen Ovocyten, sondern auch in den Spermatocyten (Fig. 67) glänzende Dotterkonkremente in großer Zahl gebildet. Bei Konservierung in Pikrinsäure oder FLEMMINGscher Lösung und nach Färbung mit Alaunfuchsin ist an jedem oval geformten Dotterkonkrement, das den Farbstoff nicht annimmt, ein stabförmiges, intensiv rot gefärbtes Granulum sichtbar zu machen, welches, wenn wir uns der Nomenklatur von MEVES bedienen, meiner Meinung nach nichts anderes als ein mit der besonderen Funktion der Dotterbildung betrautes Chondriosom ist. Es ist dem Dotterkorn auf einer Seite in ähnlicher Weise dicht an-

geschmiegt, wie die in Pikronigrosin sich stahlblau färbende Substanz des Stärkebildners einem etwas größeren Stärkekorn auf einer Seite aufsitzt. Es ist mir im Hinblick auf die sich aufdrängende Analogie in hohem Grade wahrscheinlich, obwohl ich einen wirklichen Beweis hierfür noch nicht beibringen kann, daß von den durch Alaunfuchsin dargestellten und vom übrigen Zellinhalt differenzierten Granula die Bildung der ihnen angefügten Dotterkonkremente ausgeht.

In gleicher Weise deutet Heidenhain sehr ähnliche Gebilde, die er in seinem obengenannten Werk als Drüsengranula mit besonderer Struktur, mit Differenzierung und räumlicher Trennung von zweierlei Substanzen beschrieben hat (I 1907, p. 372—379). In der Beckendrüse

Fig. 68.

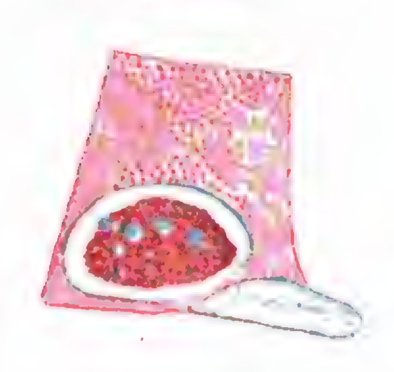


Fig. 69.

Fig. 70.

Fig. 68. **Beckendrüsenzelle von Triton helveticus mit Primärgranula.** Sublimat, Biondische Färbung. Der Inhalt des Kerns der Drüsenzellen geschrumpft; der zweite längliche Kern gehört der Tunica propria an. Nach M. Heidenhain.

Fig 69. **Beckendrüsenzellen mit Halbmondkörperchen von Triton helveticus.** Sublimat, Biondische Färbung. Drüsengranula ca. 2 μ groß. Nach M. Heidenhain.

Fig. 70. **Beckendrüsenzelle von Triton helveticus mit sekretgefüllten Waben und Sekundärgranulis.** Färbung wie oben. Nach M. Heidenhain.

der Tritonen, die er für eines der bemerkenswertesten Objekte der gesamten Granulalehre hält, konnte er vier Stadien in der allmählichen Entwicklung der Drüsensekretkörnchen unterscheiden. Zuerst treten im Protoplasma feinste, an der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegende Primärgranula auf (Fig. 68), die in der Biondischen Lösung durch Säurefuchsin dauernd rot gefärbt werden. Sie vergrößern sich im zweiten bis vierten Stadium allmählich und erfahren hierbei eine Sonderung in zwei verschiedene Substanzen (Fig. 69), 1) in eine Substanz, die sich nur wenig färbt, sich stark vermehrt, quillt und sich in das Sekret der Vorsteherdrüse umwandelt, und 2) in eine sich dunkelrot färbende Substanz, welche derjenigen des ursprünglichen Primärgranulums entspricht. Die erstere bezeichnet Heidenhain als den Träger, die zweite als das Halbmondkörperchen, welches den Träger wie eine scheibenförmige Kapuze umgibt. Die Trägersubstanz wird im

Endstadium schließlich verflüssigt und bildet den Inhalt großer wabenartiger Hohlräume im Protoplasma der Zelle, bis sie als Sekret ausge-

Fig. 71. **Chromatophor von Leuciscus,** ungefärbt. Vergr. 1800. 'Auf der linken Seite ist ein beträchtliches Stück der Zelle nicht mitgezeichnet worden. Die zwei wurstförmig gestalteten Kerne schimmern hell durch das Pigment hindurch; die Zentralmasse ist etwas in die Länge gestreckt, die Pigmentkörner in Reihen gestellt. Zeichnung vom Mai 1898. Nach HEIDENHAIN.

stoßen wird. Die Halbmondkörperchen ziehen sich währenddem zu kleinen soliden Klümpchen, zu den Sekundärgranula, zusammen (Fig. 70) und gehen endlich auch in das Drüsensekret mit über.

Digitized by Google

Aehnliche, aus zwei Substanzen zusammengesetzte Granula sind auch noch an einigen anderen Drüsen, in besonders deutlicher Weise an der Tränendrüse des Kalbes, von mehreren Forschern beschrieben worden.

Auf Grund verschiedener Erwägungen sieht HEIDENHAIN in dieser Art der Drüsengranula „Stoffwechselorganellen", d. h. individualisierte, lebende, schaffende Gebilde des Protoplasma, in welchen gewisse, mit der Sekretion in Beziehung stehende Prozesse der Materialbereitung lokalisiert sind. Er unterscheidet an ihnen eine Periode des eigenen Wachstums und eine Endperiode des Zerfalls. Daß sie sich durch Teilung, wie die Trophoplasten pflanzlicher Zellen vermehren können, glaubt er indessen nicht.

Zu den Stoffwechselorganellen zählt HEIDENHAIN auch die autogenen Pigmentkörner, welche sich in den Pigmentzellen des Bindegewebes (den Chromatophoren) (Fig. 71) und des Tapetum nigrum der Retina finden. Er begründet diese Ansicht damit, daß in den Pigmentkörnern eine farblose Grundsubstanz enthalten ist, welche nach chemischer Zerstörung des Pigments zurückbleibt und durch deren Lebenstätigkeit die verschieden gefärbten Pigmente erst gebildet und in ihr abgelagert werden sollen. Bei Albinos kommen im Retinaepithel farblose Granula an Stelle der melaninhaltigen vor.

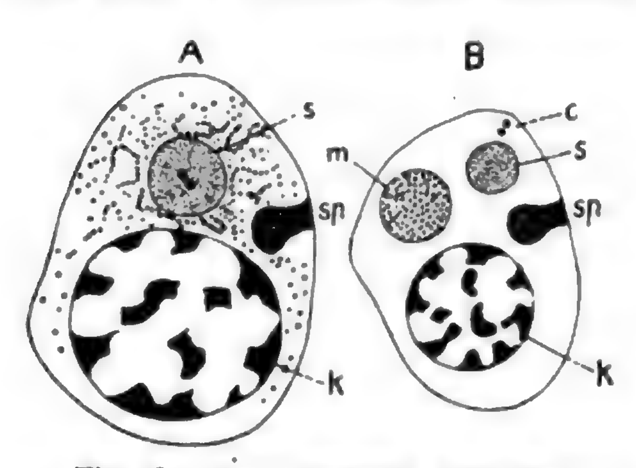


Fig. 72. **Spermatogonie und Spermatide** schematisiert nach MEVES. A Spermatogonie. *s* Sphäre mit Zentriol (Idiozom), *sp* Spindelrestkörper. B Spermatide. *c* Zentriol, *s* Sphäre (Idiozom), *k* Kern, *m* Mitochondrienkörper, *sp* Spindelrestkörper.

Den Chondriosomen verwandt sind die in der Literatur als Mitochondrien und als Chromidien beschriebenen Gebilde, die ich unter No. 4 und 5 gesondert bespreche.

4. Die Mitochondrien der Samenzellen (Nebenkörper und Nebenkern derselben). Von LA VALETTE ST. GEORGE ist in der Spermatogenese bei vielen Tierarten ein neben dem Kern gelegenes Gebilde entdeckt worden, welches er Nebenkörper nannte, und für welches bald darauf BÜTSCHLI den Namen Nebenkern einführte. Wie jetzt von BENDA, MEVES, WALDEYER, KORSCHELT und HEIDER mit Recht geltend gemacht wird, sind als Nebenkern verschiedenartige Bildungen, die in einer Samenzelle gleichzeitig nebeneinander vorkommen können, aber sich genetisch und funktionell scharf unterscheiden lassen, in der älteren Literatur zusammengeworfen worden, und man hat erst kürzlich den Anfang gemacht, sie durch eine besondere Namengebung schärfer auseinanderzuhalten. Ich führe hier drei derselben auf:

Unter ihnen ist das funktionell wichtigste das Zentriol mit seiner Sphäre (Fig. 72 A *s*, Idiozoma). Es liefert bei der Bildung des Samenfadens das Mittelstück, während die Substanz seiner Sphäre (das Idiozoma) in das Perforatorium oder in den Spitzenkörper (Acrosoma) übergeht.

Eine mehr untergeordnete Rolle spielt der Spindelrestkörper (Fig. 73 A). Er entsteht während der Teilungen der Samenmutterzelle in ihre Tochterzellen aus dem mittleren Teil der Spindelfasern, die sich kürzere oder längere Zeit als Verbindungsfäden zwischen den Teil-

Digitized by Google

produkten ausspannen. Wenn darauf (B) die vollständige Trennung erfolgt, verschmelzen die einzelnen Fasern untereinander zu einem homogenen Korn, das FLEMMING bei der Karyokinese von gewöhnlichen Gewebszellen als Zwischenkörperchen beschrieben hat. Als Beispiel diene Fig. 73, eine Gruppe von Spermatocyten gemeinsamer Abstammung von Caloptenus. Im weiteren Verlauf scheint der Spindelrestkörper zu zerfallen und, ohne weitere Verwendung zu finden, aufgelöst zu werden.

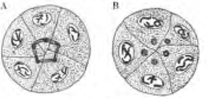


Fig. 73. **Gruppen von Spermatocyten von Caloptenus italicus.** Nach HENNEGUY. A mit den Verbindungsfasern, B mit Nebenkernen (Mitosoma).

Von noch viel größerem Interesse sind die Mitochondrien, die sich zu einem einheitlichen Mitochondrienkörper oder dem echten Nebenkern, wie ihn MEVES nennt, vereinigen können. Sie sind von BENDA als charakteristische Bestandteile sämtlicher Generationen von Samenzellen bei der Spermatogenese von Wirbellosen und Wirbeltieren erkannt und als Mitochondrien [in Fäden (μίτος) aneinander gereihte Körner (χόνδριον)] beschrieben worden. Ihre Bestandteile sind kleine Granula, die sich durch eine besondere, von BENDA ausgebildete Färbemethode gut darstellen lassen. Daß sie nicht in die Kategorie der durch Reagentien erzeugten körnigen Niederschläge gehören, findet MEVES dadurch bewiesen, daß sie „vielfach schon in der lebenden bzw. vital gefärbten Zelle sichtbar sind". Auch die Regelmäßigkeit der Figuren, in welche sich auf einzelnen Stadien der Spermatogenese die kleinen Granula anordnen, spricht dafür. Als Beispiele sei auf die Samenbildung von Paludina nach MEVES

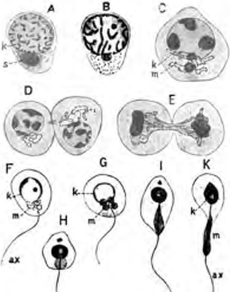


Fig. 74. A—K **Spermatocyten und Spermatiden der haarförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara.** Nach MEVES (aus KORSCHELT und HEIDER). *ax* Achsenfaden mit Centrosom, *k* Kern, *m* Mitochondrien und Mitochondrienkörper (Nebenkern), *s* Sphäre (Idiozom).

Digitized by Google

und von Mus musculus nach BENDA verwiesen. In den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten liegen die Mitochondrien regellos zerstreut im Protoplasma neben dem Kern und seinem Zentrosom mit Sphäre (Fig. 74 A und B). Während der Vorbereitung der Spermatocyten zur Teilung und während der Teilung (C und D) ordnen sie sich in Fäden (*m*) an, die sich zu Ringen zusammenlegen und während der Teilung (E) in die Länge zu Schleifen (Doppelfäden) ausgezogen und halbiert und in die Tochterzellen übergeführt werden. Jede Spermatide besitzt schließlich vier Ringe (F und G *m*), die sich in Bläschen umwandeln und um die Basis des zukünftigen Achsenfadens und um das Zentrosom herumlegen. Nach einiger Zeit sind sie zu einem einzigen Mitochondrienkörper (I und K *m*) verschmolzen, welcher mit dem Samenfaden in die Länge wächst und eine Umhüllung um sein Mittelstück liefert.

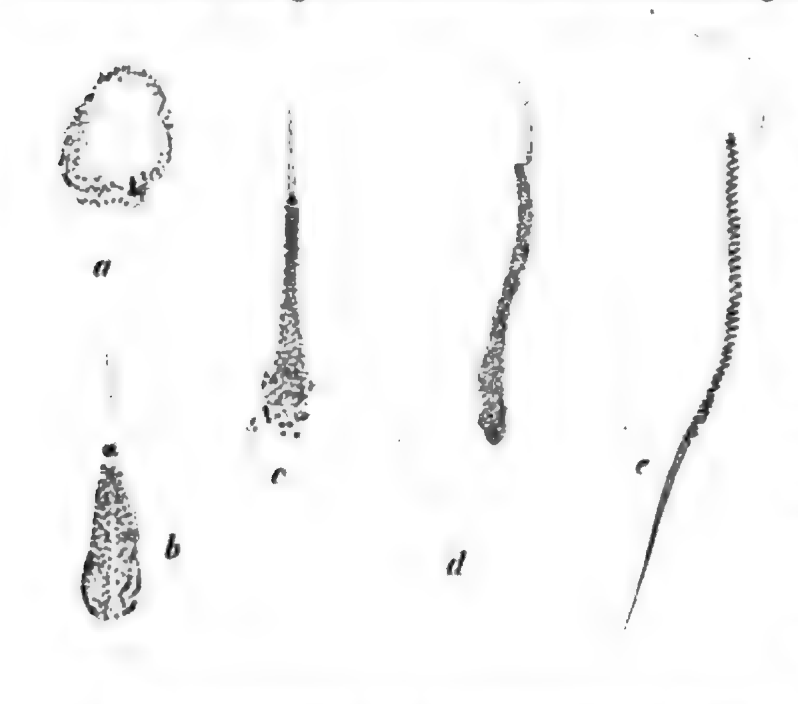


Fig 75. **Entstehung des Spiralfadens am Mittelstück aus Mitochondrien.** Umbildung einer Spermatide. *a* durch die verschiedenen Entwicklungsstufen, *b*, *c*, *d* in den Samenfaden *e* von Mus musculus. Nach BENDA.

Bei Mus musculus legen sich die Mitochondrien bei der Umwandlung der Spermatiden zum Samenfaden zusammen und sind so ebenfalls am Aufbau des Mittelstücks beteiligt (Fig. 75). Da die Mitochondrien sich in mehreren Generationen von Samenzellen erhalten, schließt BENDA, daß sie Dauerorgane der Zelle wie Kern und Chromosomen seien. Hiergegen erhebt HEIDENHAIN einige nicht unbegründete Bedenken.

Hinsichtlich der Rolle der Mitochondrien bei der Spermatogenese stimmen BENDA und MEVES darin überein, daß von ihnen die Umhüllungen des Schwanzfadens geliefert werden, die bei den Wirbeltieren als sogenannter Spiralfaden, bei den Wirbellosen in dieser oder jener Form auftreten.

5. Die Chromidien. Chromidialapparat. Den Namen Chromidien hat RICHARD HERTWIG in die Zellenliteratur eingeführt. Er gebrauchte ihn (IV 1902) für kleine Körperchen, die sich mit denselben Farbstoffen wie das Chromatin der Kerne färben lassen und von ihm in großer Zahl im Protoplasma von Actinosphaerium, später auch an anderen Objekten beobachtet wurden. Er hält es für sehr wahrscheinlich, daß die Chromidien von Chromatinpartikelchen abstammen, die aus dem Kern in das Protoplasma ausgetreten sind. Mit dem gleichen Namen hat dann R. GOLDSCHMIDT (IV 1904) kleinere und längere Stäbchen und Fäden beschrieben, die zuweilen mäandrisch gewunden sind und im Protoplasma der Muskel-, der Darm- und Drüsenzellen von Ascaris lumbricoides und Asc. megalocephala, am reichsten in der Umgebung des Kerns, gefunden werden. Auch für diese Ge-

Digitized by Google

bilde glaubt GOLDSCHMIDT eine Abstammung aus dem Kern annehmen zu müssen auf Grund folgender Beobachtungen: Sie färben sich in derselben Weise wie das Chromatin; „sie sammeln sich am dichtesten immer um den Kern an, den sie völlig umspinnen können. Auch direkte Beziehungen zum Kern sind nachzuweisen, Auflagerung der Fäden auf die Kernmembran, wahrscheinlich auch Eindringen in den Kern. Sodann treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen.“ Ueber das Vorkommen entsprechender Bildungen im Tierreich, über ihr Verhältnis zu den Mitochondrien und den verschiedenen Formen der Granula, hauptsächlich aber auch über ihre Beziehungen zum Kern und über die Rolle, die sie im Zellenleben spielen, sind weitere Untersuchungen wünschenswert.

Ferner bespreche ich unter Nummer 6—8 aus dem Protoplasma hervorgehende Gebilde, deren Zusammenhang mit Chondriosomen noch weiterer Aufklärung bedarf; ich meine die Dotterkerne, die Nesselkapseln und die faserartigen Differenzierungsprodukte des Protoplasma, die Bindegewebs-, Neuro- und Myofibrillen.

6. Als Dotterkerne werden Bildungen bezeichnet, welche bei zahlreichen Tierarten während der Entwicklung im Ei auftreten, untereinander aber nicht unerhebliche Verschiedenheiten darbieten. Ob sie daher überall einander entsprechen und die gleiche Entstehung und Bedeutung haben, läßt sich zurzeit nicht sicher behaupten, da unsere Kenntnis von ihnen noch in den meisten Fällen eine lückenhafte ist. Wir werden uns daher auf einige besser bekannte Beispiele beschränken.

Die interessanteste und auffälligste Form eines Dotterkerns besitzen mehrere Spinnenarten, wie Tegeneria, bei welcher zuerst das Gebilde 1845 von WITTICH entdeckt und später zum Gegenstand sehr eingehenden Studiums von BALBIANI, HENNEGUY, VAN DER STRICHT gemacht worden ist. Wie VAN DER STRICHT bemerkt, lassen sich in seiner Entwicklung drei Stadien auseinanderhalten. Auf dem ersten Stadium entwickelt sich in sehr jungen Eiern in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens eine besondere, dünne Hülle einer feinkörnigen Substanz, die Mantelschicht (couche palleale) oder, wie sie WALDEYER zu nennen vorschlägt, das Dotterkernlager (couche vitelline perinucléaire) (Fig. 76 *cv*). Im zweiten Stadium (Fig. 77) ist an seiner dicksten Stelle ein kleines helleres Bläschen (*nv*) etwa von der Größe eines menschlichen roten Blutkörperchens entstanden, in welchem sich noch durch stärkere Färbung (z. B. durch Safranin) ein oder zwei kleine Körnchen, die möglicherweise Zentriolen sind, erkennen lassen. Das Bläschen ist der BALBIANIsche Dotterkern (noyau vitellin, yolk nucleus). In seiner Umgebung nimmt allmählich der Dotter eine eigentümliche Schichtung an (Fig. 78); zu innerst kommt erst eine Lage mehr homogener Substanz, darauf nach außen eine Zone mit deutlich ausgeprägter, konzentrisch lamellöser Schichtung. Mit seiner Vergrößerung beginnt der Dotterkern die anliegende Wand des Keimbläschens (Fig. 79 *v*) zu einer Delle einzubuchten. Im dritten Stadium der Entwicklung (Fig. 79) beginnt die Mantelschicht oder das Dotterkernlager (*cv*) in Bruchteile zu zerfallen und im Ei sich zu verteilen (*d*) (stade de désagrégation). Der Dotterkern (*nv*) selbst bleibt noch erhalten.

VAN DER STRICHT hat auch in jungen menschlichen Eiern ein entsprechendes Gebilde aufgefunden, welches er dem BALBIANIschen Dotterkern der Spinnen direkt vergleicht, wie er denn auch an ihm drei

Digitized by Google

Entwicklungsstadien unterscheiden konnte. Im ersten Stadium (Fig. 80) findet sich das kleine Keimbläschen nur von einem Dotterlager eingehüllt, im zweiten (Fig. 81) ist ein Dotterkern in ihm entstanden, bestehend aus einem dunkleren Kern und einem helleren Hof; im dritten Stadium (Fig. 82 und 83) geht wieder eine Verteilung des Dotterlagers vor sich.

Fig. 79.

Fig. 76.

Fig. 77.

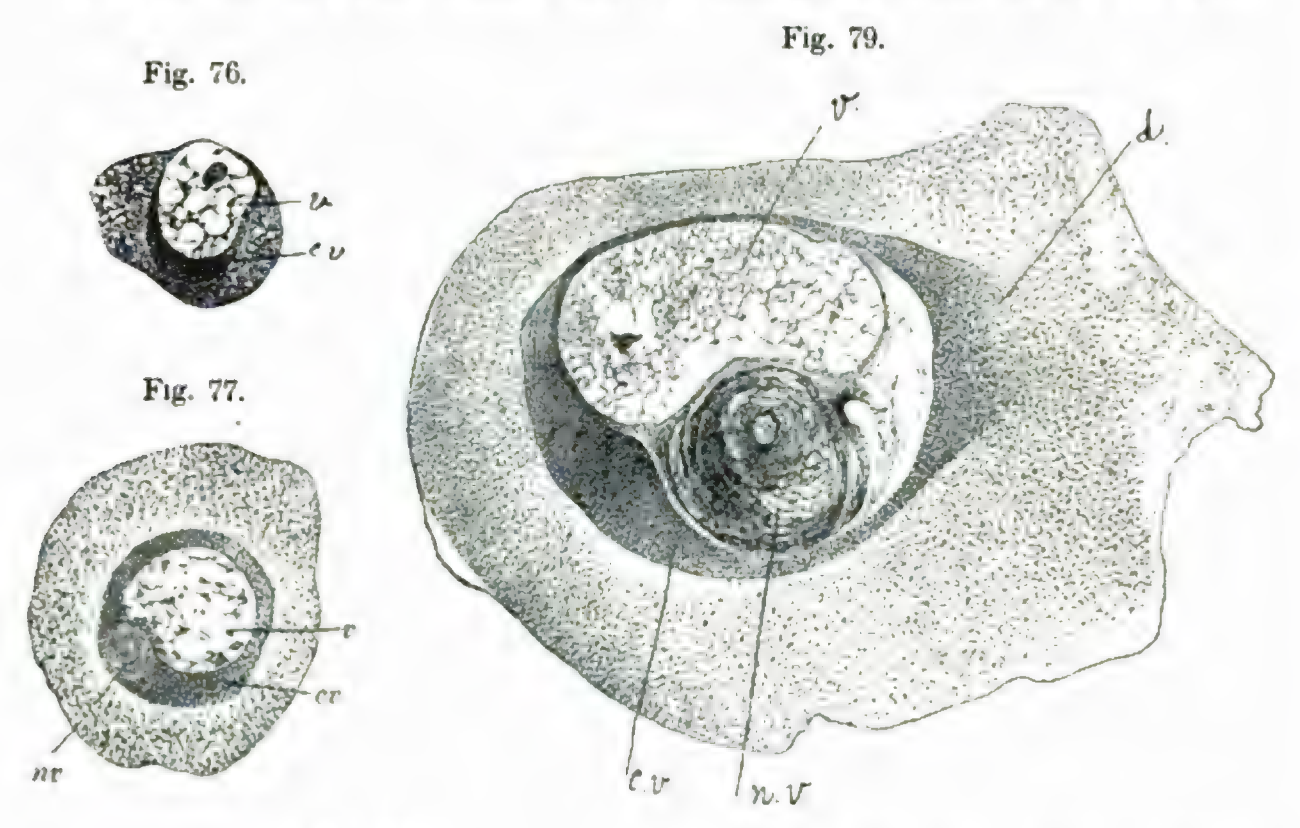


Fig. 78.

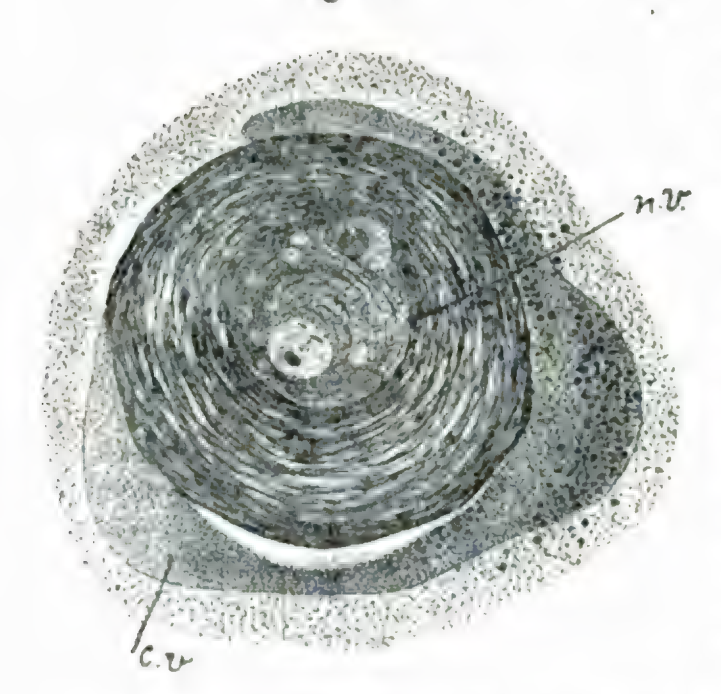


Fig. 76. **Junges Ei von Tegeneria mit einem Keimbläschen,** das von einem Dotterkernlager umgeben ist.

Fig. 77. **Aelteres Ei von Tegeneria,** bei welchem im Dotterlager der Balbianische Dotterkern zu sehen ist.

Fig. 78. **Ein älterer Dotterkern** bei stärkerer Vergrößerung mit seinen Hüllen für sich allein abgebildet.

Fig. 79. **Ein vorgerücktes Stadium der Entwicklung von Tegeneria,** in welchem sich das Dotterlager *d* aufzulösen beginnt. Fig. 76 bis 79 nach VAN DER STRICHT. *cv* Dotterkernlager, *nv* Balbianischer Dotterkern, *v* Keimbläschen, *d* Stelle, an der sich das Dotterkernlager aufzulösen beginnt.

Von den verschiedenen Forschern wie BALBIANI, MERTENS, JULIN, VAN DER STRICHT wird der Dotterkern für ein umgewandeltes Zentriol mit seiner Sphäre gedeutet und ihm ein Einfluß auf die Entstehung der Dottersubstanzen zuerkannt. Bei dieser Deutung bleibt es immerhin auffällig, daß er bei nahe verwandten Tierarten (z. B. einigen Spinnen)

Digitized by Google

ganz vermißt wird, oder daß in anderen Fällen zwar eine umschriebene Dotteransammlung auftritt, aber in ihr kein besonderer Dotterkern sich hat nachweisen lassen. Letzteres ist z. B. bei Pholcus nach der Darstellung VAN BAMBEKES der Fall. Hier bildet sich in der Nähe des

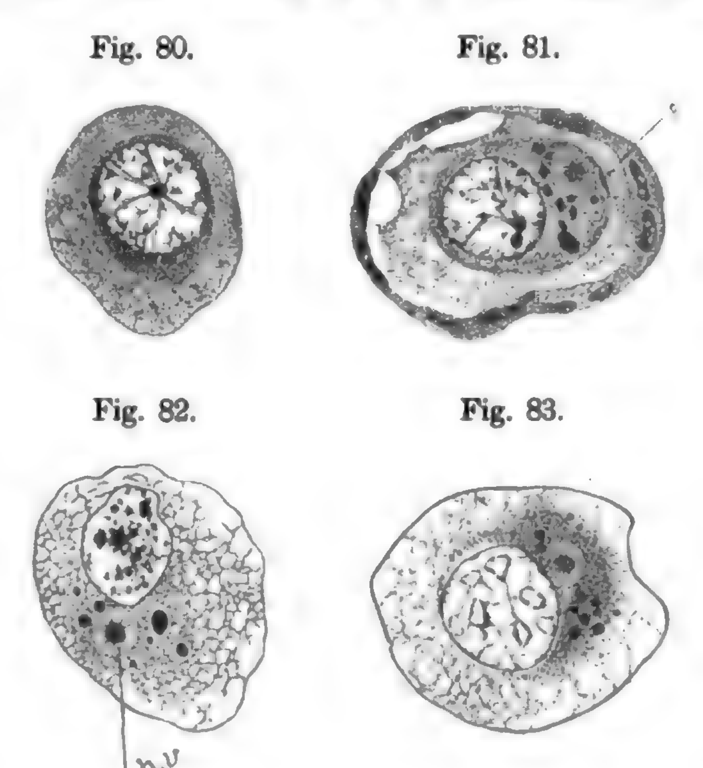


Fig. 80. **Ei eines neugeborenen Mädchens,** dessen Keimbläschen vom Dotterkernlager eingehüllt ist.

Fig. 81. **Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau** mit Follikelepithel. Im Dotterkernlager ist ein Dotterkern eingeschlossen.

Fig. 82. **Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau** mit Dotterkern, umgeben vom Dotterkernlager, das sich aufzulösen beginnt.

Fig. 83. **Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau.** Das Dotterlager ist aufgelöst, der Dotterkern liegt direkt im Eiplasma. *nv* Dotterkern. Fig. 80 bis 83 nach VAN DER STRICHT.

Keimbläschens (Fig. 84 A—C) ein wurstförmiger Körper, welcher dem Dotterkernlager in den vorausgegangenen Beschreibungen vergleichbar ist. Aber es hat bis jetzt in ihm kein eigentlicher besonderer Dotterkern nachgewiesen werden können. Auch ist bei Pholcus die Bildung nur von kurzer Dauer; denn bald zerfällt sie in Bruchstücke, die überall im Ei verteilt werden (Fig. 84 D).

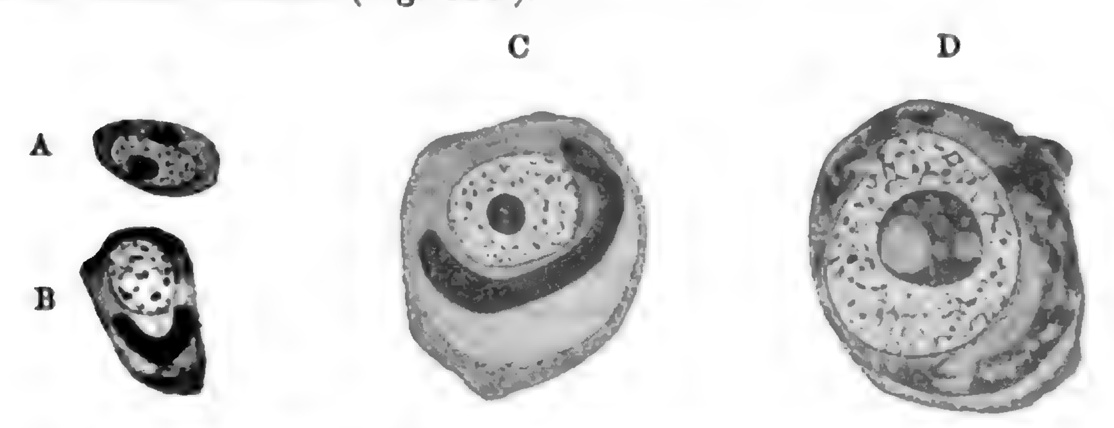


Fig. 84. **Verschiedene Stadien junger Eier von Pholcus phalangioides mit Dotterkern.** Nach VAN BAMBEKE. Der Dotterkern ist dunkler gefärbt und in Fig. 84 D in Auflösung begriffen.

Noch manche andere abweichende Befunde, auf die nicht näher eingegangen werden kann, finden sich in der Literatur zerstreut. Das ganze Kapitel der Zentrosomen im Ei, der verschiedenen Arten der Dotterkerne, ihrer Entstehung und ihres schließlichen Schicksals, überhaupt die Frage der Entwicklung der Dotterkonkremente, bedarf noch

Digitized by Google

eingehenderer und namentlich vergleichender Untersuchungen, um besser aufgeklärt zu werden. Auch auf den Einfluß des Keimbläschens auf die Dotterbildung ist hierbei zu achten.

7. Ein sehr kunstvoll gebautes, inneres Plasmaprodukt sind die Nesselkapseln (Fig. 85), welche sich besonders bei Cölenteraten als Angriffswaffen in den über das Ektoderm verteilten Nesselzellen entwickeln. Sie bestehen aus einer ovalen Kapsel (*a* und *b*), die aus einer glänzenden Substanz gebildet ist und eine Oeffnung an dem nach der Oberfläche der Epidermis zugekehrten Ende besitzt. Der Innenfläche der Kapsel liegt eine feine Lamelle dicht an, die an dem Rande der Oeffnung in den oft kompliziert gebauten Nesselschlauch übergeht (vgl. Fig. 85 *a* und *b*). In der vorliegenden Figur ist der Nesselschlauch aus einem weiteren kegelförmigen Anfangsteil, der in das Innere der Kapsel eingestülpt und mit einigen kürzeren Widerhaken bedeckt ist und aus einem sehr langen und feinen Abschnitt zusammengesetzt. Dieser geht von der Spitze des Kegels aus und ist um ihn in vielen spiralen Windungen aufgerollt. Der freibleibende Binnenraum ist von einem nesselnden Sekret erfüllt. Das an die Nesselkapsel angrenzende Protoplasma ist zu einer kontraktilen Hülle differenziert, die nach außen ebenfalls von einer Oeffnung durchbrochen ist (SCHNEIDER IV 1890).

Fig. 85. **Nesselzellen der Cnidarien.** Aus LANG. HERTWIG, Zoologie. *a* Zelle mit Cnidocil und einem in der Kapsel aufgerollten Nesselfaden. *b* Nesselfaden aus der Nesselkapsel hervorgeschleudert, an der Basis mit Widerhaken bewaffnet. *c* Klebzellen einer Ctenophore.

Auf der freien Oberfläche der Zelle erhebt sich nahe der Kapselöffnung ein starrer, glänzender, haarähnlicher Fortsatz, das Cnidocil. Wenn dasselbe durch irgendeinen Fremdkörper berührt wird, pflanzt es den Reiz auf das Protoplasma fort. Infolgedessen zieht sich die kontraktile Hülle in der Umgebung der Nesselkapsel plötzlich heftig zusammen, komprimiert sie und treibt den in ihrem Innern eingeschlossenen Schlauch nach außen hervor, wobei er wie der Finger eines Handschuhs umgestülpt wird (Fig. 85 *b*). Zuerst wird der erweiterte kegelförmige Anfangsteil mit den Widerhaken nach außen hervorgestülpt, dann folgt der spiral aufgerollte, feine Schlauch nach. Das nesselnde Sekret wird wahrscheinlich durch eine Oeffnung im Schlauchende entleert.

Auf die Entstehung dieses außerordentlich komplizierten Apparates wirft die Entwicklungsgeschichte Licht. Zuerst bildet sich in jungen Nesselzellen eine ovale Sekrethöhle, die sich gegen das Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt; dann wächst von dem freien Zellende aus ein feiner Protoplasmafortsatz in die Sekrethöhle hinein, nimmt Lage und Form des inneren Nesselapparates an und scheidet auf seiner Oberfläche die zarte Schlauchmembran ab. Zuletzt differenziert sich noch die glänzende und derbe, äußere Wand der Kapsel mit der Oeffnung und um diese wiederum die kontraktile Hülle.

8. Eine besonders wichtige Gruppe innerer Plasmaprodukte bilden faserförmige Differenzierungen, welche bei der Entwicklung der Gewebe entstehen und je nach ihrer chemischen Beschaffenheit zu sehr verschiedenen Funktionen dienen. Ich meine die Bindegewebsfibrillen, die Nervenfibrillen, die Muskelfibrillen.

Digitized by Google

Nach Beobachtungen von BOLL, welcher die theoretischen Ansichten von MAX SCHULTZE für die Genese des faserigen Bindegewebes zu bestätigen suchte, entstehen feinste Bindegewebsfibrillen in embryonalen Zellen durch die „formative Tätigkeit des Protoplasma". Je mehr allmählich die Anzahl der Fibrillen, welche aus kollagener Substanz bestehen, wächst und sich zu einem Fibrillenbündel zusammenschließt, um so mehr nimmt das Protoplasma selbst an Masse ab und ist schließlich nur noch in spärlichen Resten, besonders in der Umgebung des Kerns vorhanden. Schon THEODOR SCHWANN hatte ebenfalls einen derartigen Bildungsmodus für die Bindegewebsfasern in seinem berühmten Werk, den 1839 erschienenen mikroskopischen Untersuchungen etc., angenommen. Auch FLEMMING, ein Meister in der Untersuchung feinster mikroskopischer Strukturen, ist, gestützt auf eigene Beobachtungen an dem parietalen Bauchfell von Salamanderlarven, mit Entschiedenheit für diese Lehre eingetreten. Seine kurze Darstellung gebe ich mit seinen eigenen Worten wieder:

„Die jungen Bindegewebszellen sind sehr groß. Man sieht dank ihrer Färbung (mit Safranin-Gentiana-Orange) sehr deutlich, daß die

Fig. 86. **Entwicklung der Bindegewebsfibrillen im Bauchfell von Salamanderlarven.** Nach FLEMMING.

Fibrillenbündel in ihnen und ihren Ausläufern angelegt werden (Fig. 86). Ganz vorzüglich gut sieht man dies bei Zellen, die in Teilung stehen (Fig. 86). VAN BENEDEN und ich haben gefunden, daß bei Zellen, die in Mitose stehen, eine eigentümliche Verdickung des Zellkörpers eintritt und alle fädigen Strukturen desselben stärker färbbar werden. Das zeigt sich hier auffällig an den jungen Fibrillen; schon bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 86) sehen die in Mitose stehenden Zellen dunkel und feingestreift aus, und bei stärkerer Vergrößerung kann man verfolgen, daß diese feinen Fibrillen bei derselben Einstellung da liegen, wo die Ausläufer der Polstrahlung, also sich noch im Zellenleib selbst, wenn schon in seinem peripheren Teil, befinden. Vielfach sieht man diese Fibrillen geschlängelt, oft ziemlich stark; dies rührt davon her, daß der Leib der Zelle während der Teilung sich wechselnd kontrahiert, und somit die darin enthaltenen Fibrillen bald geschlängelt, bald mehr gestreckt gefunden werden müssen. — Ich weiß nicht, wie man solchen Bildern gegenüber noch im Zweifel bleiben kann, daß die Fibrillen aus dem Zellprotoplasma selbst, durch eine vis formativa desselben entstehen können, und zwar dann wohl durch eine Umprägung der Fadenstruktur dieses Protoplasma."

Digitized by Google

Eine gleiche Genese besitzen höchstwahrscheinlich auch die leitenden Elemente der Nervenfaser und der Ganglienzelle, die Neurofibrillen, welche man in sehr passender Weise den Kupferdrähten einer Telegraphen- oder Telephonleitung verglichen hat. Die ältere Lehre von MAX SCHULTZE hat in der Neuzeit ihre energischen Vertreter in APÁTHY und BETHE gefunden. Wie sich durch spezifische Färbemethoden, Behandlung mit Methylenblau, Goldchlorid etc., nachweisen läßt, ist die Neurofibrille etwas vom Protoplasma, in welches sie eingebettet ist, substanziell verschiedenes; sie ist ein durch formative Tätigkeit entstandenes Produkt, ein Strukturteil, auf dessen Differenzierung die wesentliche Funktion des Nervensystems, die rasche Fortleitung eines Reizes auf größere Entfernung von einem Organ zum anderen, von einer Zelle zur anderen, beruht. Erst wenn Neurofibrillen aus Bildungszellen (Neuroblasten und Nervenzellen), welche sich durch Protoplasmafäden untereinander verbunden haben, gebildet worden sind, ist ein Nervensystem entstanden, aufgebaut aus Ganglienzellen und Nervenfasern. Auch hier erhalten sich Reste des Bildungsplasma zwischen den Neurofibrillen als interfibrilläre Substanz, ihre Ernährung und Erhaltung vermittelnd. Wie aus Vereinigung parallel verlaufender Fibrillen Bindegewebsfasern oder Fibrillenbündel, so entstehen aus Vereinigung mehr oder minder zahlreicher Neurofibrillen stärkere oder dünnere Achsenzylinder, d. h. Neurofibrillenbündel.

Das wohl am allermeisten zusammengesetzte, faserförmige Bildungsprodukt des Protoplasma ist schließlich die Muskel- oder Myofibrille. Sie findet sich schon als histologischer Bestandteil im Protoplasma mancher Einzelligen, z. B. vieler Infusorien, namentlich aber im kontraktilen Gewebe der vielzelligen Organismen. Bei manchen Infusorien, wie Stentor, liegen unter der Pellicula in der Alveolarschicht des Körpers einzelne feine, kontraktile Fibrillen, die Myoneme oder Myoide, parallel und in kleinen Abständen voneinander angeordnet und vom vorderen zum hinteren Ende verlaufend. Die Myoide sind etwa 1 μ dick und von ovalem Querschnitt. Ueber ihnen erheben sich, in seichten Furchen entspringend, Reihen von Flimmern. Bei den Vorticellinen beginnen die Myoide am Peristomfeld, begeben sich von hier nach dem aboralen Pol, wo sie trichterförmig zusammentreten und sich zum Stielmuskel vereinigen, mit welchem die Tiere an Gegenstände angeheftet sind. Der scheinbar homogene, dicke Faden ist demnach aus Fibrillen zusammengesetzt, die übrigens schwer sichtbar zu machen sind. Er wird nach außen von einer zarten Stielscheide umschlossen, von welcher er durch einen schmalen Raum, in den sich die Alveolarschicht des Körpers fortsetzt, getrennt wird. Bei den sehr energischen Kontraktionen zieht sich der Stiel zu einer eng gewundenen Spirale zusammen.

Bei den Metazoen baut sich die quergestreifte Muskelfibrille in außerordentlich komplizierter Weise aus einer Aufeinanderfolge wasserärmerer und wasserreicherer Proteinsubstanzen auf, welche man nach ihrer Lichtbrechung als anisotrope und isotrope Substanz bezeichnet hat. Bei Untersuchung junger Embryonen kann man leicht verfolgen, wie in den zylindrischen Muskelbildungszellen frühzeitig vereinzelte Fibrillen, die gleich bei ihrem ersten Auftreten schon Querstreifung erkennen lassen, im Protoplasma an der Oberfläche ausgeschieden werden (Fig. 87). Nach der Meinung verschiedener Forscher sollen sie ebenso wie die Neurofibrillen durch Aneinanderreihung ursprünglicher Chondriosomen entstehen (siehe p. 98). An Querschnitten umgeben sie als ein Ring

kleinster Körnchen die protoplasmatische Achse mit ihrem Kern. Indem die Zahl der Fibrillen sich sukzessive vermehrt (Fig. 88), tritt das Protoplasma immer mehr in den Hintergrund, bleibt in einzelnen Resten, welche die zahlreicher gewordenen Kerne einschließen, zwischen der kontraktilen Substanz zurück und bildet die sogenannten Muskelkörperchen.

Mit Recht hat HEIDENHAIN (IV 1899, p. 116) bei der Besprechung der kontraktilen Gewebe hervorgehoben, daß es sowohl beim Studium der Entwicklung der Muskelfaser, als auch beim Zerzupfen eines Muskelprimitivbündels oder bei der Betrachtung eines Querschnitts bei stärkster Vergrößerung unmöglich sei anzugeben, ob man die feinsten, durch Spaltung darzustellenden Muskelfibrillen oder noch kleinste Aggregate von solchen vor sich habe.

HEIDENHAIN bildet einen Tangentialschnitt durch die Herzwand eines dreitägigen Entenembryos ab (Fig. 89) und bemerkt hierzu: „In der Figur findet man die ersten Fibrillen angelegt, und schon zeigen sie eine typische Querstreifung. Allein die Fibrillen sind von verschiedenem Kaliber. Da sind sehr feine, welche sich bei dem Eisenhämatoxylinverfahren ganz entfärbt haben, und von diesen ausgehend,

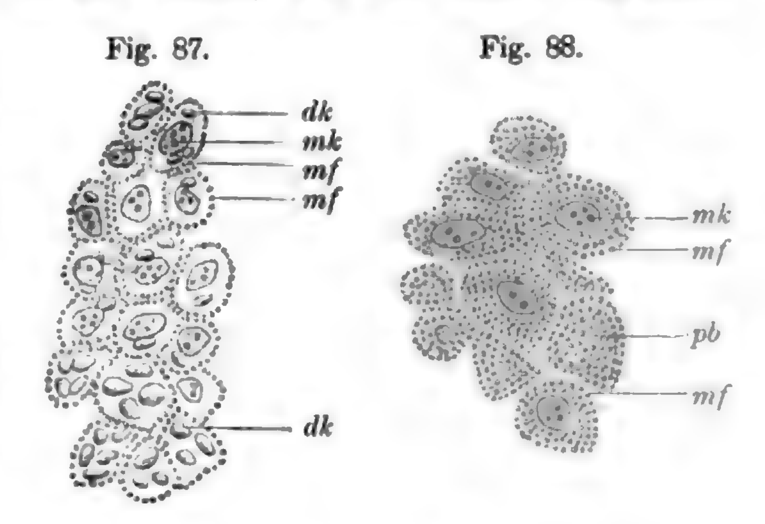


Fig. 87. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500mal vergrößert. *mk* Muskelkerne, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *dk* Dotterkörner.

Fig. 88. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500mal vergrößert. *pb* Muskelprimitivbündel, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *mk* Muskelkerne.

treffen wir alle Uebergänge bis zu recht groben, stark gefärbten Fibrillen, welche teils in ganzer Länge einfach erscheinen, teils an einem Ende in mehrere Spaltfibrillen auseinanderfahren. Also ist es hier nicht möglich, genau zu bestimmen, was die zuerst erscheinenden Elementarfibrillen wären“. Zu demselben Ergebnis gelangt HEIDENHAIN durch das Studium von Zupfpräparaten. Auch hier findet er eine schon 1868 gemachte Bemerkung von HENSEN bestätigt: „Die Muskelsäulchen lassen sich sehr leicht parallel ihrer Längsachse in Fibrillen spalten, ihre Spaltbarkeit ist so groß, daß eine Grenze dafür nicht nachzuweisen ist, da die feinsten Fibrillen außerhalb des Bereiches unseres Wahrnehmungsvermögens liegen.“

In Verlegenheit gerät man, wie HEIDENHAIN betont, wenn man an feinsten, gut gefärbten Querschnitten (Fig. 90) durch Zuhilfenahme immer stärkerer Vergrößerungen bestimmen will, welches der Querschnitt der feinsten Fibrille ist. „Sehen wir uns die kleinsten Querschnittsbilder näher an, so erscheinen sie unter den mannigfachsten Formen; sie sind fast durchgehends eckig, mitunter bandartig, häufig auch am Rande eingekerbt, so daß sie wie aus mehreren kleinen Querschnittsfiguren zusammengeflossen erscheinen. Es könnte also sein, daß wir die Fibrillenquerschnitte hier noch nicht vor uns haben; wir müssen

Digitized by Google

also hier zu höheren Vergrößerungen und schärfer differenzierten Präparaten fortschreiten. Wir gehen daher zu Okular Nr. 6 über. Es wird ersichtlich klar, daß einige der vermeintlichen Fibrillenquerschnite Gruppen von solchen waren, sehen aber zudem die feinsten Felderchen immer noch von unregelmäßigem Umriß und mit Andeutungen von Teilungen. Wir nehmen Okular Nr. 8 zu Hilfe *mit demselben Erfolge*, wir gehen zu Nr. 12 und schließlich zu Nr. 18 über, *aber wir erreichen das Ende nicht*. Das mikroskopische Bild ist noch immer, bei jetzt 1500-facher Vergrößerung, anscheinend von tadelloser Schärfe, die ursprünglich sichtbaren Felderchen sind in Unterabteilungen zer-

Fig. 89.

Fig. 90.

Fig. 89. **Tangentialschnitt durch die Herzwand eines Entenembryos von 3 Tagen mit Muskelfibrillen** nach Heidenhain. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2500.

Fig. 90. **Muskelquerschnitt von Bombyx neustria mit Cohnheimscher Felderung.** Nach Heidenhain.

legt; wo wir anfangs *einen* Fibrillenquerschnitt sahen, bemerken wir jetzt deren mehrere: aber der Charakter der mikroskopischen Erscheinungsweise hat sich nicht geändert. Nach wie vor sind die feinsten Felderchen zumeist von eckigem Umriß, mit Andeutungen von Teilungen versehen, und vor allen Dingen *sehr verschieden im Durchmesser*. Wann werden wir das Ende erreichen? Etwa dann, wenn die Optiker im nächsten Jahrhundert uns Mikroskope zur Verfügung stellen, welche statt einer höchstmöglichen 1500-fachen eine 3000-fache Vergrößerung ermöglichen? Gewiß würden wir auch dann den „Fibrillen-

d by Google

querschnitt" nicht finden; die Bemühung würde ebenso vergeblich sein, wie jetzt, wenn wir von Okular Nr. 6 zu 12 oder 18 übergehen!"

Aus derartigen Erwägungen zieht HEIDENHAIN den Schluß, daß auch die allerstärksten Vergrößerungen uns nicht die letzten unteilbaren Elementarfibrillen des Muskels zur Anschauung bringen, daß diese vielmehr dem ultramikroskopischen oder molekularen Gebiet angehören. Als den Querschnitt der wirklichen unteilbaren Elementarfibrille bezeichnet er den Querschnitt des kontraktilen Moleküls und nennt es den einzig wahren und wirklichen Elementarteil der kontraktilen Substanz, welcher durch lineare Aneinanderreihung die Elementar- oder Molekularfibrillen erzeugt. Er schließt sich hiermit der schon von ENGELMANN entwickelten Grundanschauung vom Bau der Muskelsubstanz an, seiner Annahme von hypothetischen kontraktilen Elementen, den Inotagmen, welche als Molekülverbindungen (Tagmen: PFEFFER, Mizellen: NÄGELI) vorgestellt werden.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie sich diese Annahmen auf das beste in den Kreis von Vorstellungen einfügen, welche im Kapitel von dem elementaren Bau der Zelle gewonnen worden sind. Wie beim Studium der Zelle, führt uns tieferes Eindringen auch hier auf kontraktile, dem übersinnlichen Gebiete angehörende Einheiten (Myobioblasten, Inotagmen). Für die Elementareinheiten der Zelle hatten wir früher auf Grund bestimmter Beobachtungen das Vermögen der Assimilation und der Vermehrung der Selbstteilung angenommen. Sollen wir auch den Inotagmen, den Elementareinheiten der kontraktilen Substanz, diese Grundeigenschaften der lebenden Substanz beilegen? HEIDENHAIN ist auch hierzu geneigt, worin wir uns ihm in Konsequenz der von uns vertretenen Auffassung der Organisation der lebenden Substanz anschließen. Er läßt in der Bildungszelle zunächst einzelne Inotagmenreihen gebildet werden, jede einzelne assimilieren, in die Dicke wachsen und sich spalten usf. Auch gewinnt er am Querschnittpräparat selbst den Eindruck, als ob die „Fibrillen" durch Spaltung sich vermehren, und er erblickt demgemäß die genetische Bedeutung der COHNHEIMschen Felderung darin, daß die in je einem Felde, gleichviel höherer oder niederer Ordnung, zusammenstehenden „histologischen" Fibrillen aus je einer Mutterfibrille (bzw. Inotagmenreihe) hervorgegangen sind. Nach der ersten Entstehung der Muskelfibrillen in der embryonalen Bildungszelle läßt HEIDENHAIN in späterer Zeit das weitere Wachstum des Muskelprimitivbündels nicht mehr auf Neubildung von Fibrillen in dem Rest des undifferenzierten Sarkoplasma, sondern auf Wachstum und innerer Sonderung der schon vorhandenen beruhen.

Aehnliche Erwägungen lassen sich über die Neurofibrillen und Bindegewebsfibrillen anstellen. Auch hier möchte es an Zupfpräparaten und Querschnitten unmöglich sein anzugeben, ob man im einzelnen Fall wirklich die letzte fibrilläre Teileinheit vor sich hat. So nimmt denn auch APÁTHY „hypothetische Neurotagmen" an, durch deren Aneinanderreihung die leitenden Elementarfibrillen entstehen. Diese wieder erzeugen, in kleinerer oder größerer Zahl zu einem Bündelchen vereint, die mikroskopisch nachzuweisenden Primitivfibrillen.

Zusammenfassend können wir daher in Anlehnung an HEIDENHAIN (l. c. p. 120) sagen: Eine Muskelfibrille, eine Neuro- und Bindegewebsfibrille ist in jedem einzelnen Spezialfall immer gerade das, was wir nach Maßgabe unserer augenblicklichen optischen, färberischen oder sonstigen technischen Hilfsmittel als scheinbar einheitliches Fasergebilde

Digitized by Google

aus der metamikroskopischen Fasertextur des Muskels, der Nerven- und der Bindegewebsfaser zu isolieren vermögen. Der Ausdruck „Fibrille" kann daher nur eine relative Geltung beanspruchen.

b) Die äußeren Plasmaprodukte.

Die äußeren Plasmaprodukte können in drei Klassen eingeteilt werden, in die Zellhäute, in die Cuticulargebilde und in die Intercellularsubstanzen.

Zellhäute oder Membranen sind vom Protoplasma differenzierte Bildungen, mit denen sich der Zellkörper auf seiner ganzen Oberfläche umgibt. Sie bilden namentlich bei pflanzlichen Zellen einen sehr wichtigen und stark in die Augen fallenden Bestandteil, während sie im Tierreich häufig fehlen oder so wenig ausgebildet sind, daß sie auch bei starken Vergrößerungen schwer zu erkennen sind.

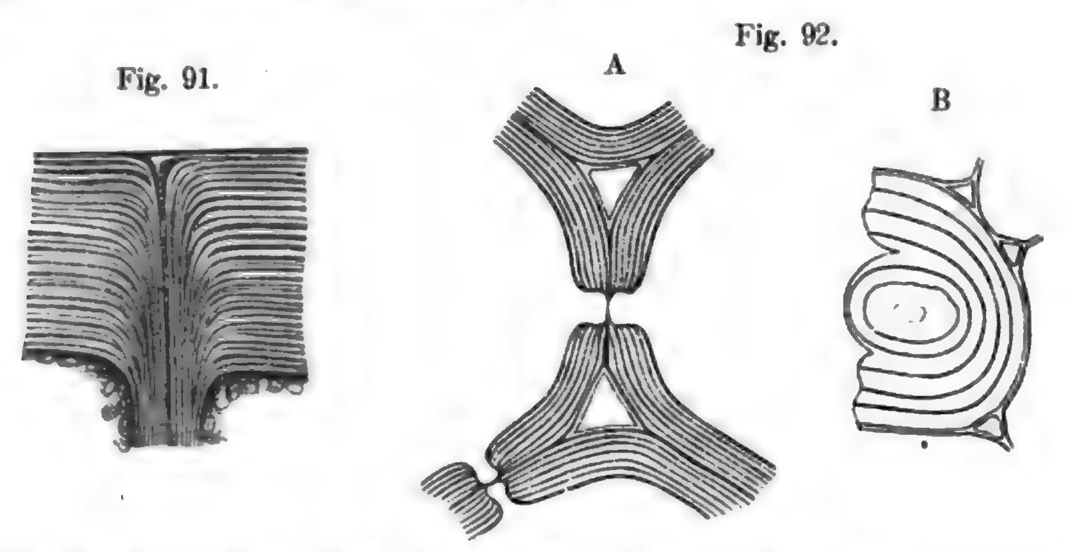


Fig. 91. **Querschnitt durch das Rhizom von Caulerpa prolifera an der Insertionsstelle eines Balkens.** Nach STRASBURGER, Taf. I, Fig. 1.

Fig. 92. A Teil einer älteren Markzelle mit sechs Verdickungsschichten von Clematis vitalba. Nach STRASBURGER, Taf. I Fig. 13. B eine solche Zelle in Schwefelsäure gequollen. Nach STRASBURGER, Taf. I, Fig. 14.

Im Pflanzenreich besteht die Zellhaut hauptsächlich aus einem der Stärke sehr nahe verwandten Kohlenhydrat, der **Zellulose** ($C_6H_{10}O_5$). Die Anwesenheit derselben läßt sich meist leicht durch eine sehr charakteristische Reaktion feststellen. Wenn man einen Schnitt durch Pflanzengewebe oder eine einzelne Pflanzenzelle zuerst mit einer dünnen Lösung von Jodjodkalium durchtränkt und darauf nach Entfernung der Jodlösung Schwefelsäure (2 Teile mit 1 Teil Wasser verdünnt) zusetzt, so nehmen die Zellwände eine bald hell-, bald dunkelblaue Farbe an. Eine entsprechende Zellulosereaktion erhält man auch durch Zusatz einer Chlorzinkjodlösung. Mit der Zellulose sind in den pflanzlichen Zellmembranen stets noch andere Substanzen verbunden, die die eben aufgeführten Reaktionen nicht darbieten, so namentlich auch Pectinverbindungen.

Die Membranen der Pflanzenzellen erreichen oft eine beträchtliche Dicke und Festigkeit und lassen dann auf dem Durchschnitt eine deutlich ausgesprochene Schichtung erkennen. Wie im Stärkekorn wechseln Streifen, die das Licht stärker und schwächer brechen und je nachdem mehr oder weniger dicht sind, miteinander ab (Fig. 91 und 92 A, B). Aber auch

Digitized by Google

bei Betrachtung von der Fläche ist noch eine feinere Struktur häufig nachweisbar. Die Zellhaut zeigt eine feine Streifung, als ob sie aus zahlreichen, parallel angeordneten Fasern zusammengesetzt sei. Dabei kreuzen sich die Fasern in entgegengesetzten Richtungen. Entweder verlaufen die einen in der Längsrichtung, die anderen in der Querrichtung, also ringförmig um die Zelle herum, oder sie sind schräg zur Längsachse der Zelle angeordnet.

Ueber die Beziehung dieser feinen Streifung zu den einzelnen Zelluloselamellen stehen sich die Ansichten von Nägeli und Strasburger gegenüber.

Nägeli (IV 1864) läßt in jeder Lamelle beide Streifensysteme vorhanden sein; wie beim Stärkekorn sollen sowohl die Lamellen als auch die sich kreuzenden Streifen abwechselnd aus wasserärmerer und aus wasserreicherer Substanz bestehen und daher abwechselnd hell und dunkel erscheinen. Eine Lamelle ist daher parkettartig gefeldert mit quadratisch-rechteckigen oder mit rhombischen Feldern. „Diese zeigen ein dreifach verschiedenes Aussehen; sie bestehen nämlich aus dichter, weicher und mittlerer Substanz, je nachdem sie der Kreuzungsstelle zweier dichter, zweier weicher oder eines dichten und eines weichen Streifens entsprechen." Nach Nägeli läßt sich daher die ganze Zellmembran „nach drei Richtungen in Lamellen zerlegen, die alternierend aus wasserreicherer und wasserärmerer Substanz bestehen und die sich in ähnlicher Weise wie die Blätterdurchgänge eines Kristalls kreuzen. Die Lamellen der einen Richtung sind die Schichten, die der beiden anderen die zwei Streifensysteme. Die letzteren können sich fast unter jedem Winkel schneiden; beide stehen auf den Schichtenlamellen, wie es scheint, in den meisten Fällen rechtwinklig."

Im Gegensatz zu Nägeli lassen Strasburger (IV 1882—1889) und andere Botaniker, deren Angaben wohl nicht anzufechten sind, die sich kreuzenden Streifen nie einer und derselben Lamelle angehören; vielmehr gestaltet sich nach ihnen das Verhältnis so, daß wenn die eine Lamelle in longitudinaler Richtung, die nächstfolgende in querer Richtung gestreift ist und so fort in wechselnder Folge. Nach Strasburger unterscheiden sich weder die einzelnen Lamellen noch die einzelnen Streifen durch ungleichen Wassergehalt. Die Lamellen sowohl wie die Streifen in denselben sind voneinander durch Kontaktflächen getrennt, welche bei den verschiedenen Ansichten (Querschnittsbild, Flächenbild) als dunklere Linien erscheinen. Die Anordnung ist daher im allgemeinen eine ähnliche, wie in einer Hornhaut, die sich aus Lamellen, mit gekreuzten Fasern aufbaut.

Nicht selten zeigen die Zellulosemembranen, und zwar meist an ihrer inneren Fläche, feinere Skulpturen. So können Leisten nach innen vorspringen, welche entweder in einer Schraubenlinie verlaufen oder in größerer Anzahl quer zur Längsachse der Zelle gestellt oder in mehr unregelmäßiger Weise zu einem Netz untereinander verbunden sind. Auf der anderen Seite kann die Zellwand an einzelnen Stellen, wo sie an eine Nachbarzelle stößt, verdünnt bleiben und so Tüpfel oder Tüpfelkanäle erzeugen (Fig. 92 A). Durch Vermittelung derselben können benachbarte Zellen Nahrungssubstanzen besser austauschen.

Auch in stofflicher Hinsicht kann die Zellwand, bald nach ihrer ersten Anlage, ihren Charakter in verschiedener Weise verändern, entweder durch Inkrustation oder durch Verholzung oder durch Verkorkung.

Nicht selten werden in die Zellulose Kalksalze oder Kieselsäure abgelagert, wodurch die Membranen eine größere Festigkeit und

Digitized by Google

Härte erhalten. Wenn solche Pflanzenteile geglüht werden, wird die Zellulose verkohlt, und es bleibt an Stelle des Zellhautgerüstes ein mehr oder minder vollständiges Kalk- oder Kieselskelett zurück. Kalkablagerung findet sich bei den Kalkalgen, bei Characeen, bei Cucurbitaceen, Verkieselung bei Diatomeen, bei Equisetaceen, bei Gräsern etc.

Durch die Verholzung erhalten die Zellmembranen gleichfalls eine bedeutend größere Festigkeit. Hier ist der Zellulose noch eine andere Substanz, der Holzstoff (das Lignin, Vanillin, Koniferin), beigemengt. Derselbe läßt sich durch Kalilauge oder durch ein Gemisch von Salpetersäure und chlorsaurem Kali auflösen und entfernen, worauf dann noch ein die Zellulosereaktion darbietendes Gerüst übrig bleibt.

Bei dem Prozeß der Verkorkung ist mit der Zellulose Korkstoff oder Suberin in geringerer oder reichlicherer Menge verbunden. Hierdurch werden wieder die physikalischen Eigenschaften der Zellwand in der Weise verändert, daß sie für Wasser weniger durchlässig wird. Daher entwickeln sich denn verkorkte Zellen an der Oberfläche vieler Pflanzenorgane; durch sie wird die kutikulare Wasserverdunstung mehr oder minder herabgesetzt.

Während es bei der Verkalkung und Verkieselung auf der Hand liegt, daß die Kalkteilchen und die Kieselteilchen in gelöstem Zustand durch Vermittelung des Protoplasma an Ort und Stelle geschafft und zwischen den Zelluloseteilchen abgelagert worden sind, wobei wieder molekularen Bindungen eine Rolle zufallen wird, bieten sich für das Zustandekommen der Verholzung und der Verkorkung zwei Möglichkeiten dar. Entweder ist der Holz- und Korkstoff in einer löslichen Modifikation durch Vermittelung des Protoplasma entstanden und gleich den Kalk- und Kieselteilchen in die Zellulosemembran in unlöslicher Modifikation eingelagert worden, oder beide Substanzen haben sich an Ort und Stelle durch chemische Umwandlungen der Zellulose gebildet. Es ist dies wieder eine Angelegenheit, welche weniger der Morphologe mit seinen Untersuchungsmethoden, als vielmehr der physiologische Chemiker zu entscheiden haben wird (s. p. 83 und 84).

Eine viel diskutierte, sehr wichtige, aber nicht leicht zu entscheidende Frage ist das Wachstum der Zellhaut. Bei demselben haben wir ein Dicken- und ein Flächenwachstum zu unterscheiden. Das bei seiner Entstehung kaum meßbar feine Zellulosehäutchen kann allmählich eine sehr bedeutende Dicke erreichen und sich hierbei aus immer zahlreicheren Lamellen zusammensetzen, deren Zahl der Dicke proportional zunimmt. Das Allerwahrscheinlichste ist, daß vom Protoplasma Schicht auf Schicht auf das zuerst abgeschiedene Häutchen neu aufgelagert wird. Man nennt dies ein Wachstum durch Apposition, im Gegensatz zu einer von Nägeli aufgestellten Theorie (IV 1864), nach welcher das Wachstum der Häute durch Intussuszeption vor sich gehen soll, das heißt: durch Einlagerung neuer Teilchen in Zwischenräume zwischen die bereits vorhandenen Teilchen.

Für die Appositionstheorie sprechen namentlich folgende drei Erscheinungen. 1) Wenn an der Innenfläche einer Zellhaut sich leistenförmige Verdickungen bilden, so werden dieselben schon vor ihrem Auftreten dadurch angedeutet, daß in dem Protoplasmaschlauch sich an den entsprechenden Stellen das Protoplasma in dickeren Bändern ansammelt und die Erscheinungen der Zirkulation darbietet. 2) Wenn durch Plasmolyse sich der Protoplasmakörper von der Zellhaut zurückgezogen hat, scheidet er auf seiner nackten Oberfläche eine neue Zellu-

Digitized by Google

losemembran ab (KLEBS VII 1886). Man kann die Plasmolyse rückgängig machen. Der sich durch Wasseraufnahme vergrößernde Zellkörper legt sich dann mit der neuen Haut der alten wieder dicht an und verbindet sich mit ihr. 3) Bei der Teilung von Pflanzenzellen läßt sich oft sehr deutlich erkennen, wie jede Tochterzelle sich mit einer eigenen, neuen Hülle umgibt, so daß dann innerhalb der alten Membran der Mutterzelle zwei neugebildete Membranen der Tochterzellen eingeschlossen sind, und in diesen können wieder, wenn die Tochterzellen in Enkelzellen zerfallen, die neugebildeten Membranen der letzteren eingekapselt sein (Fig. 93).

Größere Schwierigkeiten für die Erklärung bietet das Flächenwachstum der Membran. Es könnte durch zwei verschiedene Prozesse bewirkt werden, die entweder allein oder miteinander kombiniert Platz greifen. Einmal könnte die Membran sich durch Dehnung vergrößern, wie ein Gummiball, den man aufbläst. Zweitens aber könnte sie sich durch Intussuszeption, durch Aufnahme neuer Zelluloseteilchen zwischen die alten, ausdehnen.

Dafür, daß eine Dehnung der Zellhaut stattfindet, sprechen manche Erscheinungen. Schon der früher erwähnte Turgor der Zelle ruft eine solche hervor. Denn sowie eine Zelle der Plasmolyse ausgesetzt wird, schrumpft sie erst im ganzen unter Wasseraustritt etwas zusammen, ehe sich der Plasmaschlauch ablöst, ein Zeichen, daß sie durch inneren Druck gedehnt war. Bei manchen Algen läßt sich beobachten, daß die zuerst gebildeten Zelluloselamellen durch Dehnung schließlich gesprengt und abgeworfen werden (Rivularien, Gloeocapsa, Schizochlamys gelatinosa etc.). Jede Dehnung und Verkürzung muß mit Verlagerung der kleinsten Teilchen verbunden sein, die sich hier mehr in der Fläche, dort mehr in der Dicke anordnen. Dadurch bietet die Vergrößerung einer Membran durch Dehnung manche Berührungspunkte mit dem Wachstum durch Intussuszeption. Der Unterschied zwischen beiden Arten läuft dann darauf hinaus, daß im ersten Fall schon von früher her vorhandene Zelluloseteilchen, im zweiten Fall neue, in Bildung begriffene Teilchen in die Fläche eingelagert werden.

Das Wachstum durch Intussuszeption möchte ich nun nicht, wie es STRASBURGER früher getan hat (IV 1882), vollkommen in Abrede stellen, vielmehr erblicke ich in ihm neben der Apposition einen zweiten wichtigen Faktor bei der Membranbildung, allerdings nicht den einzigen Faktor, wie es in der Theorie von NÄGELI angenommen wurde. Denn viele Erscheinungen des Zellenwachstums lassen sich, wie es von NÄGELI (IV 1858 und 1864) geschehen ist, durch Intussuszeption am ungezwungensten erklären, während die Appositionstheorie auf Schwierigkeiten stößt.

Zerreißungen von Membranschichten durch Dehnung werden im ganzen doch in sehr seltenen Fällen beobachtet. Trotzdem vergrößern sich fast alle Zellen von ihrer Anlage bis zum ausgewachsenen Zustand so bedeutend, daß die Dehnungsfähigkeit der Haut, welche bei Zellulose wohl überhaupt nicht als eine sehr große angenommen werden darf, bald überschritten werden müßte. Viele Pflanzenzellen verlängern sich um das 100-fache und manche um mehr als das 2000-fache (Chara). Ferner zeigen manche Zellen eine sehr unregelmäßige Form, deren Erklärung sehr große Schwierigkeiten bereiten würde, wenn die Zellhaut allein durch innere Dehnung, einer Kautschukblase vergleichbar, sich in der Fläche vergrößern sollte. Caulerpa, Acetabularia etc. sind, trotzdem sie einen einzigen Hohlraum enthalten, wie eine vielzellige Pflanze in Wurzeln,

Digitized by Google

Stengel und Blätter gegliedert, von denen ein jeder Teil durch eigene Wachstumsgesetze beherrscht wird. Manche Pflanzenzellen wachsen nur an bestimmten Stellen, entweder an der Spitze oder nahe der Basis oder entwickeln seitliche Ausstülpungen und Aeste. Andere erfahren beim Wachstum komplizierte Drehungen, wie die Internodien der Characeen.

Endlich macht Nägeli noch für ein Wachstum durch Intussuszeption geltend, daß manche Membranen in der Fläche und Dicke bedeutend zunehmen, nachdem sie durch Teilung des Protoplasmakörpers von diesem infolge der Bildung von Spezialmembranen um die Tochterzellen getrennt worden sind. „Gloeocapsa und Gloeocystis treten zuerst als einfache Zellen mit dicker, gallertiger Membran auf (Fig. 93 A). Die Zelle teilt sich in zwei (B), wovon jede wieder eine gleiche blasenförmige Membran bildet; und so geht die Einschachtelung weiter“ (Fig. 93 C). Die äußerste Gallertblase muß infolgedessen immer größer werden. Ihr Volumen betrug bei einer Art in diesen sukzessiven Entwicklungsstadien nach Berechnungen von Nägeli im Mittel 830—2442—5615—10209 Kubikmikromillimeter. Bei einer anderen Art war eine Verdickung der zuerst gebildeten Gallertmembran von 10 auf 60 μ, also um das Sechsfache, eingetreten. „Bei Apiocystis sind die birnförmigen Kolonien, die aus sehr weicher Gallerte mit eingelagerten Zellen bestehen, von einer dichteren Membran umhüllt. Dieselbe nimmt mit dem Alter nicht bloß an Umfang, sondern auch an Mächtigkeit zu; denn bei kleineren Kolonien ist sie bloß 3 μ, bei den großen bis 45 μ dick; an jenen beträgt die Oberfläche etwa 27000, an diesen etwa 1500000 Quadratmikromillimeter. Die Dicke der Hülle nimmt also von 1 auf 15, der Fächeninhalt von 1 auf 56, und der Kubikinhalt von 1 auf 833 zu. Von einer Apposition auf der inneren Seite dieser Hülle kann keine Rede sein: denn ihre innere glatte Fläche wird von den kleinen kugeligen Zellen entweder gar nicht oder nur in einzelnen wenigen Stellen berührt.“

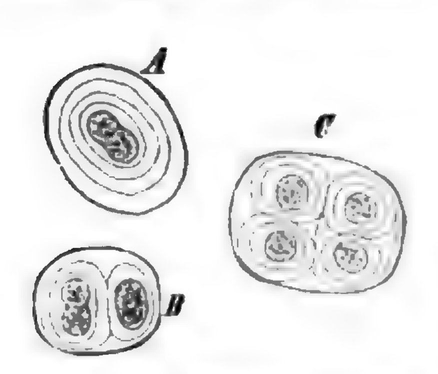


Fig. 93. **Gloeocapsa polydermatica**, eine sehr tief stehende, grüne Algenzelle. A Beginn der Teilung. B links, kurz nach der Teilung. C Im Ruhestand. Vergr. 540.

In allen diesen Fällen muß ich dem Ausspruch von Nägeli zustimmen, daß wir hier auf Unwahrscheinlichkeiten stoßen, wenn wir das Flächenwachstum der Zellenmembran bloß aus der Auflagerung von neuen Schichten erklären wollen, während die oben namhaft gemachten „Erscheinungen (Aenderung der Gestalt und Richtung, ungleiches Wachstum der Teile, Drehung) sich durch Intussuszeption auf die einfachste und leichteste Art erklären lassen. Alles hängt davon ab, daß die neuen Teilchen zwischen die schon vorhandenen an bestimmten Stellen, in bestimmter Menge und in bestimmter Richtung eingelagert werden“.

Der Prozeß der Intussuszeption selbst ist vollends nicht in Abrede zu stellen, wo Kalk- oder Kieselsalze in die Membran abgelagert sind, da dies meist erst nachträglich und oft nur in den oberflächlichen Schichten geschieht. Daß in ähnlicher Weise nicht auch Zelluloseteilchen sollten eingelagert werden können, würde als unmöglich nur dann erwiesen sein, wenn gezeigt wäre, daß Zellulose in der Tat nur durch

direkte Umwandlung von Protoplasmaschichten gebildet wird. Dies ist aber doch nichts weniger als erwiesen, und wird der Pflanzenanatom es wahrscheinlich durch mikroskopische Beobachtung allein überhaupt nicht feststellen können, sondern nur mit Hilfe einer weit fortgeschrittenen Mikrochemie, über welche Verhältnisse das auf p. 83—85 Gesagte zu vergleichen ist. Bei Berücksichtigung der dort gegebenen Darlegungen wird man überhaupt finden, daß in vielen Fällen zwischen Apposition und Intussuszeption gar nicht der schroffe Gegensatz besteht, wie er von mancher Seite herausgekehrt wird.

Cuticulargebilde sind hautartige Absonderungen, mit welchen sich eine Zelle anstatt allseitig nur einseitig an ihrer nach außen gekehrten Oberfläche bedeckt. Im Tierreich sind häufig die Zellen, welche die Oberfläche des Körpers einnehmen oder die Innenfläche des Darmkanals auskleiden, mit einer Cuticula versehen, welche das darunter gelegene Protoplasma gegen die schädlichen Einflüsse der umgebenden Medien schützt. Die Cuticula ist gewöhnlich aus dünnen Lamellen gebildet und außerdem von feinen, parallel verlaufenden Poren durchsetzt,

Fig. 94.

Fig. 95.

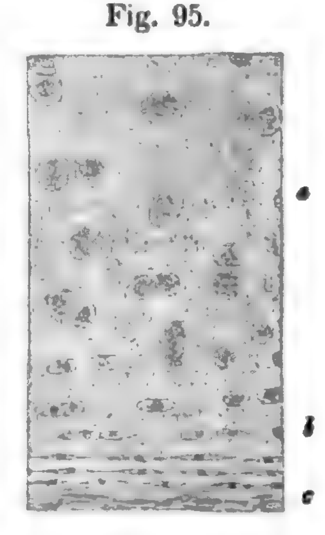


Fig. 94. Epithel mit Cuticula einer Blattwespe (Cimbex coronatus). Aus R. Hertwigs Zoologie. *c* Cuticula. *e* Epithel.

Fig. 95. **Knorpel** (nach Gegenbaur). *c* Knorpeloberhaut. *b* Uebergang zum typischen Knorpel *a*.

in welche vom darunter gelegenen Protoplasma zarte Fädchen eindringen. Als Cuticulargebilde eigentümlicher Art, welche zugleich eine sehr ausgesprochene Schichtung aufweisen, sind auch die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen in der Netzhaut anzuführen.

Cuticulare Abscheidungen membranartig angeordneter Zellen verschmelzen sehr häufig untereinander und stellen dann ausgedehnte Häute dar (Fig. 94), welche namentlich bei Würmern und Arthropoden der ganzen Oberfläche des Körpers zum Schutz dienen. Dieselben bestehen meist aus Chitin, einem Stoff, welcher nur in kochender Schwefelsäure löslich ist. In ihrer feinen Struktur zeigen sie große Uebereinstimmung mit den Zellulosemembranen, nämlich eine Schichtung, welche auf ein Wachstum durch Apposition neuer Lamellen an der Innenseite der zuerst gebildeten hinweist. Zeitweise werden die alten Chitinhäute gesprengt und abgeworfen, nachdem sich unter ihnen eine jüngere, weichere Haut zum Ersatz gebildet hat, ein Vorgang, der als Häutung bezeichnet wird. Zur Verstärkung der Chitinhaut können Kalksalze auf dem Wege der Intussuszeption in sie abgelagert werden.

Intercellularsubstanzen endlich entstehen, wenn eine größere Anzahl von Zellen an ihrer ganzen Oberfläche feste Stoffe ausscheidet,

ihre Abscheidungsprodukte sich aber nicht, wie die Zellmembranen, getrennt erhalten, sondern untereinander zu einer zusammenhängenden Masse verschmelzen, so daß man nicht erkennen kann, was von der einen, was von der anderen Zelle abstammt (Fig. 95). Die Gewebe mit Intercellularsubstanzen sind daher nicht in einzelne Zellen, wie ein Stück Pflanzengewebe, zerlegbar. In der kontinuierlichen Grundsubstanz, welche aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen (Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin, Tunicin, Chitin etc.) bestehen kann, welche ferner bald homogen, bald faserig aussieht, sind kleine Höhlen vorhanden, in welchen die Protoplasmakörper eingeschlossen sind. Da der die Höhle umgebende Bezirk der Intercellularsubstanz am meisten unter dem Einfluß des in ihr gelegenen Protoplasmakörpers stehen wird, nannte ihn VIRCHOW (I 1862) ein Zellenterritorium. Dasselbe ist aber in der Natur, wie gesagt, von den Nachbarterritorien nicht abgegrenzt.

Digitized by Google

FÜNFTES KAPITEL.

II. Die Bewegungserscheinungen.

Eine der am meisten sichtbaren Lebensäußerungen der Organismen ist ihre Fähigkeit, Bewegungen auszuführen und dabei die äußeren Formen des Körpers oft in der auffälligsten Weise zu verändern. Diese Fähigkeit wohnt schon dem Protoplasma der Zelle inne und kann sich in sehr verschiedener Weise betätigen.

Wir unterscheiden hier: 1) Die eigentliche Protoplasmabewegung, 2) die Flimmer- und Geißelbewegung, 3) die Bewegung der pulsierenden Vakuolen, 4) die Bewegungen und Formveränderungen, welche Zellkörper passiv erfahren.

Fig. 96. Ein weißes Blutkörperchen des Frosches, welches unter dem Einfluß steigender (bis *m*) und wieder abnehmender Temperatur in kurzer Zeit eine Reihenfolge (*a*—*p*) wechselnder Formen durchläuft. Nach ENGELMANN.

Außer diesen vier Arten gibt es noch einige besondere Bewegungsphänomene, die in späteren Abschnitten zweckmäßiger besprochen werden, z. B. die Empfängnishügel, die an der Eizelle infolge der Befruchtung entstehen, die Strahlenfiguren, die in der Umgebung des in das Ei eingedrungenen Samenfadens und beim Teilungsprozeß der Zelle wahrgenommen werden, die Zerschnürung des Zellkörpers in zwei oder mehrere Stücke bei der Teilung.

I. Die Protoplasmabewegung.

Obwohl Bewegungen wahrscheinlich von jedem Protoplasma ausgeführt werden können, so sind sie doch meist wegen ihrer außerordentlichen Langsamkeit für unsere jetzigen Erkenntnismittel nicht wahr-

nehmbar; es sind immer nur vereinzelte Objekte im Pflanzen- und Tierreich, welche sich zum Studium und zur Demonstration des Phänomens eignen. Die Bewegung äußert sich teils in einer Veränderung der äußeren Form des Zellkörpers, teils in Verlagerungen der im Protoplasma eingeschlossenen Teile, des Zellkerns, der Körner und Körnchen und Vakuolen. Sie fällt etwas verschieden aus, je nachdem es sich um nackte Protoplasmakörper oder solche handelt, die in eine feste Membran eingeschlossen sind.

a) Bewegungen nackter Protoplasmakörper.

Kleine einzellige Organismen, weiße Blut- und Lymphkörperchen, Bindegewebszellen usw. führen Bewegungen aus, welche man nach den Amöben, die das Schauspiel am schönsten darbieten, als amöboide bezeichnet. Wenn man ein weißes Blut- oder Lymphkörperchen des Frosches (Fig. 96) unter geeigneten Bedingungen, z. B. bei etwas höherer Temperatur, beobachtet, wird man dasselbe fortwährend Formveränderungen erleiden sehen. An der Oberfläche treten kleine Fortsätze von Protoplasma, die Scheinfüßchen oder Pseudopodien, nach außen hervor; meist bestehen sie zuerst aus hyalinem Protoplasma, in welches nach einiger Zeit Körnerplasma nachströmt. Dadurch vergrößern sich die Füßchen, breiten sich aus und können dann an ihrer Oberfläche wieder neue, kleinere Füßchen hervortreiben. Oder sie werden auch durch Zurückfließen des Protoplasma schwächer und schließlich ganz eingezogen, während sich an einer anderen Stelle des Körpers neue Fortsätze bilden. Wie auf diese Art ein und dasselbe weiße Blutkörperchen fortwährend seine äußeren Konturen verändert, zeigt uns Fig. 96, in der die Bewegungen in 15 aufeinanderfolgenden Stadien zur Darstellung gebracht sind. Durch Ausstrecken und Einziehen ihrer Pseudopodien führen die kleinen Protoplasmakörper Ortsveränderungen aus und bewegen sich auf unterliegenden Gegenständen, an deren Oberfläche sie anhaften, mit einer mikroskopisch meßbaren Geschwindigkeit kriechend fort. Amöben können in einer Minute eine Wegstrecke von $^1/_2$ mm zurücklegen.

Vermöge ihrer amöboiden Beweglichkeit wandern weiße Blutkörperchen bei Entzündungsprozessen durch die Wandung von Kapillaren und kleineren Blutgefäßen hindurch, bahnen sich die Lymphkörperchen als Wanderzellen in kleinen Gewebsspalten, wie in den Interlamellarlücken der Hornhaut, ihren Weg, wobei sie nicht unerhebliche Widerstände überwinden müssen, oder sie drängen dicht aneinanderschließende Epithelzellen auseinander und gelangen so an die Oberfläche von Epithelmembranen.

Mit am lebhaftesten erfolgt das Ausstrecken und Einziehen der Pseudopodien bei einer kleinen Amöbe (Fig. 97), welche schon Roesel von Rosenhof 1755 beschrieben und wegen ihres lebhaften Formenwechsels den kleinen Proteus genannt hat.

Einen etwas abweichenden Anblick bietet uns die Protoplasmabewegung bei den Myxomyceten einerseits, bei Thalamophoren, Heliozoen, Radiolarien andererseits dar.

Um von den Myxomyceten, deren Plasmodien sich bei einigen Arten, wie bei Aethalium septicum, oft als faustgroße Kuchen auf einer feuchten Unterlage ausbreiten, ein zur Beobachtung geeignetes Präparat zu erhalten, verfährt man am besten so, daß man an den Rand eines Plasmodiums einen schräg geneigten und befeuchteten Objektträger stellt, über dessen nasse Oberfläche man durch eine besondere Vorrichtung

Digitized by Google

Wasser langsam herabrinnen läßt. Die Plasmodien des Aethaliums haben die Eigenschaft, sich dem Wasserstrom entgegen zu bewegen (Rheotropismus); sie kriechen durch Ausstrecken zahlreicher Pseudopodien auf der benetzten Glasfläche in die Höhe und breiten sich, indem sich benachbarte Pseudopodien durch Queräste verbinden, zu einem feinen, durchsichtigen Netzwerk aus (Fig. 98). Bei starker Vergrößerung untersucht, zeigt uns das Netzwerk zweierlei Arten von Bewegungen.

Erstens sieht man in den Fäden und Strängen, die aus einer peripheren, oft sehr dünnen Lage von hyalinem Protoplasma und aus zentral gelegenem Körnerplasma bestehen, das Körnerplasma in rascher, fließender Bewegung, welche namentlich durch die Ortsveränderung der kleinen Körnchen auffällig wird und sich der Blutzirkulation in den Gefäßen

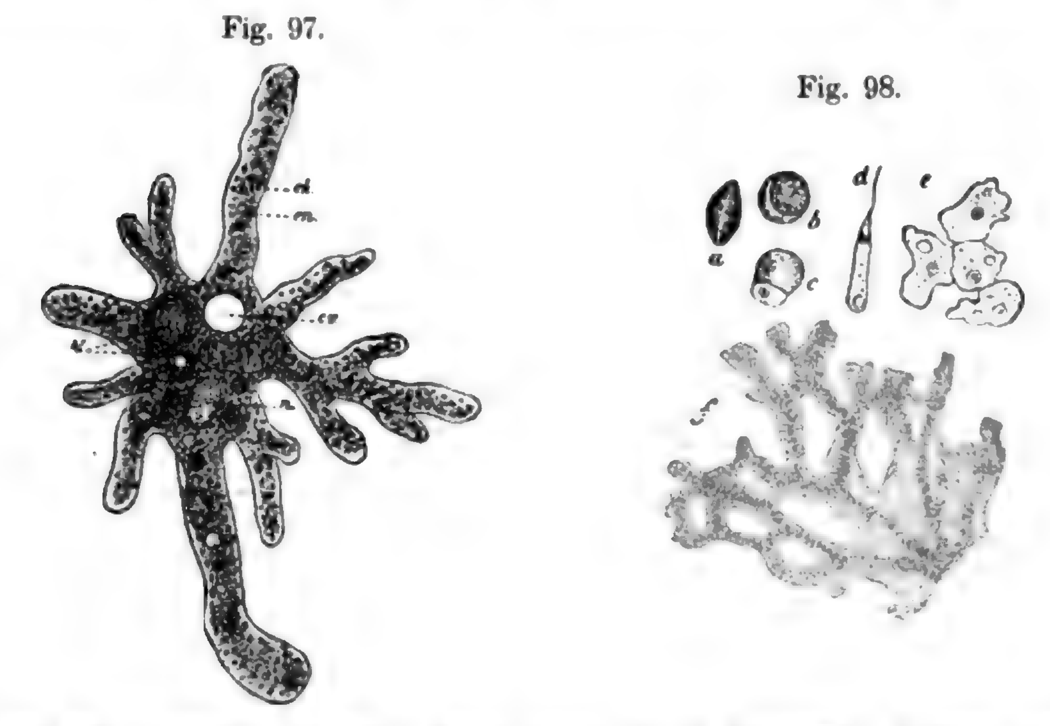


Fig. 97. **Amoeba Proteus.** Nach LEIDY aus R. HERTWIG. *n* Kern, *cv* kontraktile Vakuole, *n* Nahrungsballen, *en* Körnerplasma, *ek* Hautplasma.

Fig. 98. **Chondrioderma difforme.** Nach STRASBURGER. *f* Teil eines älteren Plasmodiums, *a* trockene Spore, *b* dieselbe im Wasser quellend, *c* Spore mit austretendem Inhalt, *d* Zoospore, *e* aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern und kontraktile Vakuolen zu sehen.)

eines lebenden Tieres vergleichen läßt. Zwischen fließendem Körnerplasma und ruhendem Hautplasma besteht übrigens keine scharfe Grenze, indem am Rande eines Stromes die Körnchen sich langsamer fortbewegen, zuweilen auch ganz stille stehen, um nach einiger Zeit wieder mit fortgerissen zu werden. In feineren Fäden geht immer nur ein Strom der Länge nach, während in dickeren Aesten oft zwei Ströme in entgegengesetzten Richtungen aneinander vorbeifließen. „In platten, hautartigen Ausbreitungen“, welche sich hie und da im Netzwerk bilden, „laufen meistens zahlreiche verzweigte Ströme entweder nach der gleichen oder nach verschiedenen Richtungen, und nicht selten gehen entgegengesetzte Strömungen dicht nebeneinander her“. Dabei kann die Geschwindigkeit der Strömung an den einzelnen Stellen eine verschiedene sein und kann sich auch allmählich ändern; sie kann so groß

Digitized by Google

sein, daß man bei starker Vergrößerung den vorbeieilenden Körnchen kaum mit dem Auge folgen kann, kann aber auch so langsam werden, daß ein Körnchen kaum seinen Ort zu verändern scheint.

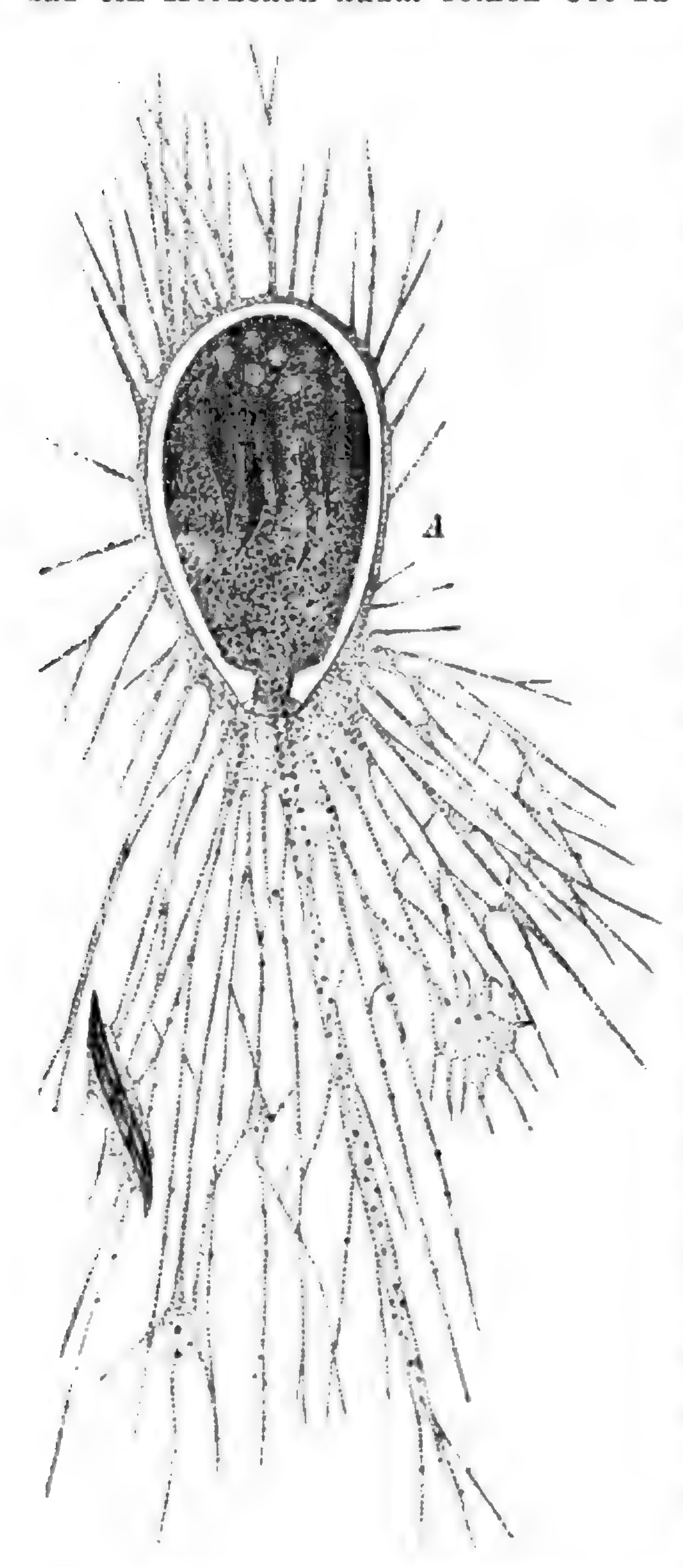


Fig. 99. **Gromia oviformis.** Nach MAX SCHULTZE.

Die zweite Art der Bewegung besteht in einer Formveränderung der einzelnen Fäden und des ganzen Netzwerks. Wie bei einer Amöbe, werden hie und da neue Fortsätze ausgestreckt, bald wieder eingezogen; wie dort wölbt sich erst eine homogene Plasmamasse als Höcker hervor, dann folgt das Körnerplasma nach, und sieht es hier zuweilen aus, als werde die Körnermasse, wenn die Strömung eine recht lebhafte ist, mit Gewalt in das sich neubildende Zweigende hinein gepreßt. Auf diese Weise kann sich das Plasmodium, einer Amöbe gleich, auf einer Unterlage nach einer bestimmten Richtung kriechend fortbewegen. An einem Rande, welchem die Körnerströme vorwiegend zufließen, werden neue Fortsätze hervorgetrieben, während andere am entgegengesetzten Rande eingezogen werden.

Unter den Rhizopoden bietet die schon von MAX SCHULTZE untersuchte Gromia oviformis (Fig. 99) ein klassisches Objekt zum Studium der Protoplasmabewegung. Von dem aus der Kapsel herausgetretenen Protoplasma entspringen, wenn der kleine Organismus nicht gestört worden ist, sehr zahlreiche, lange und feine Fäden, die sich in radiärer Richtung wie Strahlen nach allen Seiten im Meerwasser ausbreiten, hie und da Seitenäste abgeben und zuweilen auch durch solche netzförmig untereinander verbunden werden. Auch die feinsten Protoplasmafädchen zeigen Bewegung. Bei starker Vergrößerung sieht man, wie MAX SCHULTZE (I 1863) treffend beschreibt, „ein Gleiten, ein Fließen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen". „Mit größerer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie in dem Faden entweder dem peripherischen

Digitized by Google

Ende desselben zu oder in umgekehrter Richtung, oft sogar selbst an den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, so daß oft eins das andere überholt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt." „Viele laufen offenbar an der äußersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Oft bemerkt man auch größere Substanzklümpchen wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen werden, schließen sich dieser Bewegung an, deren Geschwindigkeit bis 0,02 mm in der Sekunde erreichen kann. Wo mehrere Fäden zusammenstoßen, sieht man die Körnchen von einem auf den anderen übergehen. An solchen Stellen finden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind."

Eine besondere Art der Protoplasmabewegung wird von Engelmann (V 1879 und 1879*) noch als Glitschbewegung beschrieben. Sie findet sich besonders bei Diatomeen und bei Oscillarien. Bei jenen ist der Protoplasmakörper in eine Kieselschale, bei diesen in eine Zellulosemembran eingehüllt. Nach außen von den Hüllen findet sich aber noch eine äußerst dünne Schicht von ganz körnchenfreiem Protoplasma, welches beim lebenden Organismus nicht wahrzunehmen ist, zuweilen aber nach Anwendung von Reagentien nachgewiesen werden kann. Dadurch, daß sich nun dieselbe auf der Kieselschale oder der Zellulosemembran nach einer bestimmten Richtung verschiebt, können sich die kleinen Organismen „auf einer festen Unterlage gleitend oder kriechend fortbewegen" (Engelmann).

b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen.

Diese Art der Bewegung findet sich hauptsächlich im Pflanzenreich und ist hier im allgemeinen in den Elementarteilen krautartiger Gewächse besser zu beobachten als bei Sträuchern und Bäumen. Nach de Vries (V 1885) soll sie in keiner Pflanzenzelle ganz fehlen, aber häufig so langsam sein, daß sie sich der direkten Wahrnehmung entzieht. Am besten beobachtet man sie in stoffaufspeichernden und leitenden Geweben und zu jenen Zeiten, wo ein intensiver Transport plastischer Stoffe, sei es zur Fortpflanzung oder zu lokaler Anhäufung oder zu eigenem Gebrauch stattfindet (de Vries). Die Protoplasmabewegung soll daher auch direkt für den Stofftransport in der Pflanze von großer Bedeutung sein. Seltener ist sie bei niederen Organismen und im Tierreich zu bemerken, so bei Noktiluken, an den blasigen Zellen in der Achse der Tentakeln von Cölenteraten etc.

Man unterscheidet bei den Pflanzen zwei verschiedene Arten der Bewegung als Rotation und Zirkulation.

Die schönsten Objekte zum Studium der Rotation, die schon im Jahre 1774 durch Bonaventura Corti (I 1774) beobachtet, dann aber vergessen und von Treviranus wieder aufs neue entdeckt wurde, liefern uns die Characeen, ferner die Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae und Trianea bogotensis, die Blätter von Vallisneria spiralis etc.

Digitized by Google

In den großen Zellen der Characeen breitet sich das Protoplasma, wie schon auf p. 87 beschrieben wurde, nur als eine zusammenhängende dicke Lage an der Innenfläche der Zellulosemembran aus und umgibt als ein geschlossener Sack den reichlichen Zellsaft. Am wandständigen Protoplasma sind stets zwei gesonderte Schichten zu erkennen, eine äußere, an die Zellulose grenzende und eine innere, dem Zellsaft zugekehrte. Die erste befindet sich stets in Ruhe; sie ist bei Hydrocharis sehr dünn, relativ dick bei Characeen, bei denen sie auch in großer Zahl die Chlorophyllkörner einschließt, an denen man keine Ortsveränderung wahrnimmt. Die ruhende geht allmählich in die innere bewegliche Schicht über, in welcher bei Chara zwar keine Chlorophyllkörner, aber Zellkerne und Körnchen liegen. Das im Verhältnis zur Außenschicht wahrscheinlich wasserreichere Protoplasma der Innenschicht zeigt eine rotierende Strömung in der Weise, daß in den langgestreckten Zellen der Strom an der einen Längswand in die Höhe steigt, dann an der oberen Querwand nach der anderen Längswand umbiegt, an dieser nach abwärts fließt und endlich an der unteren Querwand wieder zum Ausgangspunkt zurückgelangt, von wo der Kreislauf von neuem beginnt. Zwischen auf- und absteigendem Strom befindet sich ein mehr oder minder breiter Indifferenzstreifen, in dessen Bereich sich das Protoplasma in Ruhe befindet und gewöhnlich auf eine sehr dünne Schicht reduziert ist. Bei Nitella fehlen längs des Indifferenzstreifens die Chlorophyllkörner in der Außenschicht.

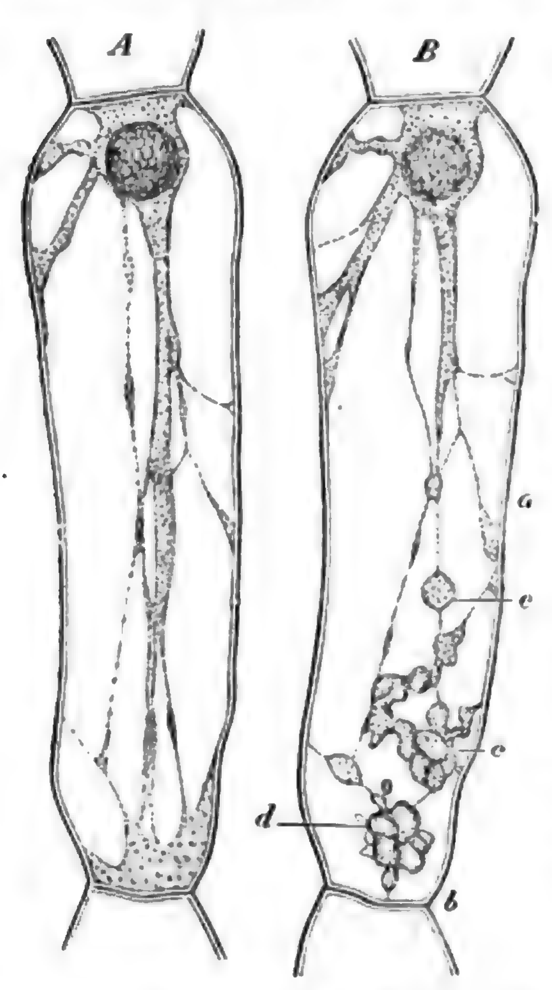


Fig. 100. A und B **Zelle eines Staubfadenhaares von Tradescantia virginica.** A Ungestörte Protoplasmaströmung. B Protoplasma nach Reizung kugelig zusammengeballt. *a* Zellwand, *b* Querwand zweier Zellen, *c*, *d* Protoplasma zu Klumpen zusammengeballt. Nach KÜHNE aus VERWORN.

Ein Uebergang von der rotierenden Bewegung des Protoplasma zur Zirkulation wird durch die „sogenannte springbrunnenartige Rotation vermittelt" (KLEBS V 1881). Diese im allgemeinen seltene Form kommt in jungen Endospermzellen von Ceratophyllum, in jungen Holzgefäßen des Blattstiels von Ricinus etc. vor. Hier bedeckt das Protoplasma einmal als dicke Schicht die Innenfläche der Zellulosewand, durchsetzt aber außerdem noch als ein dicker, zentraler Strang den Saftraum der Zelle ihrer Länge nach. Ein einziger Strom fließt nun im zentralen Strang entlang, breitet sich dann an der Querwand, auf die er stößt, nach allen Seiten wie bei einer Fontäne aus und bewegt sich von hier im Wandbeleg zur entgegengesetzten Querwand, an welcher die Strömung wieder in den Achsenstrom einbiegt.

Die als Zirkulation bezeichnete Bewegung beobachtet man bei solchen pflanzlichen und tierischen Zellen, bei denen das Protoplasma

Digitized by Google

sich sowohl als dünne Schicht unter der Membran, als auch in feineren und stärkeren, netzartig verbundenen Fäden im Saftraum ausbreitet. Die am meisten studierten Untersuchungsobjekte sind die Staubfadenhaare von den verschiedenen Tradescantiaarten (Fig. 100), die jungen Haare von Brennesseln und Kürbisssprossen. Das Phänomen der Zirkulation ist ein ähnliches, wie wir es an dem Protoplasmanetz der Myxomyceten und an den feinen Pseudopodien der Rhizopoden kennen gelernt haben. Es setzt sich wie dort aus zwei Arten von Bewegungen zusammen. Einmal unterscheidet man die Körnchenströmung. In den feinsten Fäden bewegen sich die Körnchen nach einer Richtung bald langsamer, bald rascher vorwärts; im Wandbeleg und in den breiteren Bändern zirkulieren oft mehrere getrennte Ströme dicht nebeneinander, bald in der gleichen, bald auch in entgegengesetzter Richtung. Chlorophyll- und Stärkekörner, die in dem Protoplasma liegen, werden durch die Strömung ebenso wie der Zellkern langsam mitgeführt. Auch hier befindet sich eine äußerste, der Zellulosemembran anliegende Schicht von hyalinem Protoplasma in relativer Ruhe. Zweitens bewegt sich auch langsam der Protoplasmakörper im ganzen und verändert infolgedessen seine Form. Breite Bänder werden verdünnt und können nach einiger Zeit ganz eingezogen werden, feine Fäden nehmen an Masse zu, neue Fortsätze bilden sich, wie neue Pseudopodien von Myxomyceten oder Rhizopoden nach außen hervorgestreckt werden. Bald haben sich hier, bald dort im Wandbeleg größere Protoplasmamassen angehäuft, während an anderen Stellen Verdünnung eingetreten ist.

c) Erklärungsversuche der Protoplasmabewegung.

Von verschiedenen Forschern (Quincke V 1888, Bütschli III 1892, Berthold V 1886, Rhumbler III 1914 u. a.) ist in letzter Zeit der Versuch gemacht worden, die Protoplasmabewegung mit Bewegungserscheinungen, welche Gemische unorganisierter Substanzen darbieten, zu vergleichen und aus ihnen zu erklären.

Quincke hat die Bewegungserscheinungen, die an den Berührungsflächen verschiedener Flüssigkeiten entstehen, genauer untersucht. Er brachte einen Tropfen eines Oelgemisches, dessen spezifisches Gewicht ein wenig größer als das des Wassers war, und welches aus Mandelöl und Chloroform hergestellt wurde, in ein Glas mit Wasser und ließ darauf durch ein feines Kapillarröhrchen einen Tropfen 2-proz. Sodalösung an die Oelkugel herantreten. Dieselbe erfuhr hierauf Gestaltsveränderungen ähnlich denen, welche gewisse Amöben bei mikroskopischer Beobachtung zeigen. Dieselben erklären sich dadurch, daß die Sodalösung sich allmählich über die Oeloberfläche ausbreitet und dabei eine Seife bildet.

In analoger Weise beurteilt Quincke das Wesen der Protoplasmabewegung. Bei der Plasmolyse von Pflanzenzellen zerfällt ihr Protoplasmakörper zuweilen in zwei oder mehr Kugeln, die sich beim Ausdehnen entweder wieder vereinigen oder durch eine ebene Fläche getrennt bleiben, wie zwei gleich große Seifenblasen, die man miteinander in Berührung bringt. Aus diesen Erscheinungen wird mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften fester und flüssiger, dünner Lamellen geschlossen, daß der Protoplasmakörper von einer sehr dünnen, flüssigen Membran umgeben sein müsse, ähnlich wie bei einer Seifenblase die Luft von einer dünnen Haut aus Seifenwasser eingeschlossen ist. „Die Substanz der den Protoplasmakörper umgebenden Membran“, so folgert

Quincke weiter, „muß eine Flüssigkeit sein, welche im Wasser Tropfen bildet. Da von allen bekannten Stoffen der organischen Natur nur Oele diese Eigentümlichkeit zeigen, so muß sie aus fettem Oel oder flüssigem Fett bestehen. Die Dicke dieser Oelschicht kann sehr gering sein, kleiner als 0,0001, so daß man sie mikroskopisch nicht mehr wahrnehmen kann.“ Durch die Einwirkung des Eiweißes auf das Oel entsteht an ihren Berührungsflächen eine Substanz, die sich in Wasser löst und ausbreitet, ähnlich wie die aus Soda und Oel gebildete Seife. Sie wird daher als Eiweißseife bezeichnet. Die Ursache für die Protoplasmabewegung erblickt nun Quincke in der periodischen Ausbreitung von Eiweißseife an der inneren Oberfläche der Oelhaut, welche den Plasmakörper einhüllt. Die Seife wird an der Berührungsfläche in demselben Maße immer wieder neugebildet, als sie gelöst wird und in die umgebende Flüssigkeit diffundiert. Daraus, daß für den chemischen Vorgang die Gegenwart von Sauerstoff notwendig ist, erklärt es sich, daß bei seinem Fehlen die Protoplasmabewegung stockt; desgleichen erklärt sich aus den chemisch-physikalischen Bedingungen ihr Stillstand bei zu hohen und zu niedrigen Temperaturen.

Angeregt durch Quinckes Untersuchungen und ausgehend von der Annahme einer schaumigen Struktur des Protoplasma, nahm Bütschli einige interessante Experimente vor, welche ihm Licht auf diese Ursachen der Protoplasmabewegung zu werfen schienen. Er stellte sich in verschiedener Weise Oelschäume her. Die feinsten und die lehrreichsten Schäume erhielt er, wenn er einige Tropfen Olivenöl, das im Wärmeschrank eingedickt worden war, mit sehr fein pulverisiertem K_2CO_3 zu einem zähen Brei vermischte und ein kleines Tröpfchen desselben in Wasser brachte. Der entstehende Schaum, dessen sehr kleine Vakuolen mit einer sich bildenden Seifenlösung gefüllt sind, sieht milchweiß aus; durch Zusatz von dünnem Glyzerin läßt er sich aufhellen. Dabei treten lebhafte Strömungen auf, die volle sechs Tage an einem gelungenen Präparate im Gang bleiben und den Protoplasmabewegungen einer Amöbe außerordentlich gleichen. „Nach einer Stelle des Randes zog der Strom durch die Achse des Tropfens hin, floß dann vom Rande nach beiden Seiten und hinten ab, um allmählich wieder in den zentralen Strom einzutreten.“ „Bald hier, bald dort wird ein flacher Fortsatz hervorgeschoben, wieder zurückgezogen und so fort, ja manchmal geraten einzelne Tropfen auf einige Zeit in ziemlich lebhafte Ortsbewegung.“ Bütschli erklärt nach den Versuchen von Quincke die Bewegungsphänomene in der Weise, daß „an irgendeiner Stelle der Oberfläche einige feine Schaumwaben platzen, und daß an dieser Stelle Seifenlösung an die Oberfläche des Tropfens tritt, welche von einer ganz dünnen Oellamelle gebildet wird. Die Folge hiervon muß eine Herabsetzung der Oberflächenspannung an dieser Stelle und daher ein schwaches Vorwölben derselben und Abströmen von ihr sein. Beides veranlaßt, daß Schaummasse von innen zu dieser Stelle strömt. Bei diesem Zustrom zur Ausbreitungsstelle dürften wieder einige Maschen platzen und so fort, so daß die einmal angeregte Strömung an dieser Stelle fortdauert, wenn nicht erhebliche Störungen auftreten.“ Bütschli ist von der prinzipiellen Uebereinstimmung der Strömung in den Tropfen von Oelschaumseife mit der amöboiden Protoplasmabewegung überzeugt.

Um zu zeigen, wie schon durch einfache Ausbreitung eines Oeltropfens auf wässerigen Lösungen sehr verschiedenartige Bilder entstehen, welche den einzelnen Arten von Pseudopodienausbreitung sehr

Digitized by Google

ähnlich sehen, diene Fig. 101, welche einer Schrift von VERWORN (V 1892) entnommen ist. a—d „ist ein Tröpfchen Provenceröl, das sich auf einer schwachen Sodalösung von verschiedener Konzentration ausbreitet und bei a die Form von Amoeba guttula, bei b und c die Form von Amoeba proteus, bei d die Form eines Myxomycetenplasmodiums zeigt. Fig. 101 e und f ist Mandelöl, das heliozoen- und radiolarienähnliche Pseudopodienbildung besitzt, und Fig. 101 g ist ein aus LEHMANNS Molekularphysik übernommenes Bild eines Kreosottropfens auf Wasser, der ein typisches Actinosphaerium nachahmt" (VERWORN V 1892, p. 47).

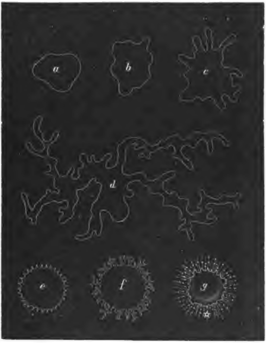


Fig. 101. **Ausbreitungsformen von Oeltropfen.** Nach VERWORN, Fig. 11.

Die von QUINCKE und BÜTSCHLI angestellten Experimente sind von hohem Interesse, insofern sie zeigen, daß sich mit relativ einfachen Mitteln schon komplizierte Bewegungsphänomene hervorrufen lassen. Gegen ihre Schlußfolgerung aber, daß bei der Protoplasmabewegung ähnliche Vorgänge stattfinden, lassen sich wohl verschiedene Bedenken erheben. Schon die Annahme, daß der Protoplasmakörper von einer feinen Oellamelle überzogen sei, ist eine sehr fragwürdige. Aus der Tatsache allein, daß das Protoplasma sich aus sehr vielen chemischen Stoffen zusammensetzt, die fortwährend im Stoffwechselprozeß, auf dem das Leben beruht, chemisch-physikalische Veränderungen erfahren, dürfen wir schließen, daß die Bedingungen für die Bewegungen von viel komplizierterer Art sein werden als in einem sich bewegenden Tropfen von Oelschaumseife, und zwar in demselben Maße, als chemische Zusammensetzung und Organisation der beiden in Vergleich gezogenen Objekte eine sehr verschiedene ist. [Vergleiche auch hierüber das auf p. 22 Gesagte und VERWORN: Die Bewegung der lebendigen Substanz (V 1892).] Ferner bilden Protoplasmaströmung, radiäre Anordnung um Attraktionszentren, Flimmer- und Geißelbewegung,

Digitized by Google

Muskelkontraktion eine Gruppe zusammengehöriger Vorgänge, die eine einheitliche Erklärung verlangen. Eine solche können nun weder die von QUINCKE noch die von BÜTSCHLI angestellten Experimente geben. Die von ihnen an Stoffgemischen hervorgerufenen Bewegungen verhalten sich zu den Bewegungen der lebendigen Körper wie die chemisch-physikalischen Erscheinungen an den von TRAUBE erzeugten künstlichen Zellen zu den Vorgängen in den lebenden Zellen.

Andere Versuche, die Protoplasmabewegungen zu erklären (ENGELMANN V 1875, HOFMEISTER III 1867, SACHS), führen uns auf das Gebiet der Theorien über die Molekularstruktur der organisierten Körper, indem als Ursache der Bewegungen die aktive Formveränderung kleinster Teilchen angenommen wird. Wieder nach einer anderen Richtung bewegt sich der jüngste Erklärungsversuch von VERWORN (V 1892). Eine Erörterung desselben würde uns zu weit führen.

Alles in allem läßt sich wohl von den bisher aufgestellten Hypothesen sagen, daß keine einen vollen Einblick in die Ursachen und die mechanischen Verhältnisse der Plasmabewegungen uns zu geben vermag. Wir müssen uns daher noch auf eine einfache Beschreibung der beobachteten Verhältnisse beschränken. Auch ist dies kaum zu verwundern, wenn man erwägt, wie schon über die feinere Struktur des Protoplasma (s. p. 18—25) sehr abweichende Ansichten bestehen, was natürlich auf die Erklärung der Protoplasmabewegung von Einfluß sein muß.

II. Die Geißel- und Flimmerbewegung.

Bedeutendere Ortsveränderungen als durch Ausstrecken von Pseudopodien erzielen einzellige Organismen durch die Geißel- und Flimmerbewegung.

Geißeln und Flimmern sind feine, haarartige Fortsätze, die sich in geringerer oder größerer Anzahl von der Oberfläche der Zelle erheben.

Fig. 102. **Microgromia socialis.** Eine durch Teilung entstandene, aus der Kolonie ausgewanderte amöboide Zelle (a) wandelt sich durch Einziehen der Pseudopodien mit Ausnahme zweier, welche zu Geißeln werden, in den Schwärmer (b) um. Aus HERTWIG, Taf. I, Fig. 6 d und e.

Sie bestehen aus einer homogenen, körnchenfreien Substanz und gleichen in dieser Beziehung kurzen, dünnen Pseudopodien, wenn diese nur aus Hyaloplasma gebildet sind; sie unterscheiden sich aber von ihnen einmal durch die verschiedene und energischere Art ihrer Bewegung und zweitens dadurch, daß sie nicht vergängliche Gebilde sind, also dauernd in Funktion bleiben, ohne aus- und eingezogen zu werden.

Genetisch hängen indessen Flimmer- und Pseudopodienbewegung zusammen, wie die Beobachtung von DE BARY (I 1859) an Schwärmern von Myxomyceten, von HAECKEL, ENGELMANN, R. HERTWIG (V 1874) etc. an Rhizopoden gelehrt haben. Viele niedere Organismen pflanzen sich nämlich durch kleine Keime fort, die wie Amöben aussehen und sich auch nach Art derselben fortbewegen (Fig. 102). Solche Keime strecken nun nach einiger Zeit gewöhnlich zwei fadenartige Pseudopodien hervor (Fig. 102a), die langsam pendelnde Bewegungen ausführen und zu Geißeln werden, während der übrige Körper sich durch Einziehen aller übrigen

Digitized by Google

Fortsätze abrundet. Indem die Bewegungen stärker werden, eilt der Keim mit Hilfe der beiden Geißeln im Wasser fort (Fig. 102b). Aus der kleinen Amöbe ist ein „Schwärmer" geworden. Auf solche Befunde gestützt, können wir wohl sagen, daß sich die Geißeln aus feinen Protoplasmafortsätzen entwickelt haben, die in besonderem Maße kontraktil geworden sind und dementsprechend eine vom übrigen Protoplasma etwas abweichende Beschaffenheit gewonnen haben. Sie können daher auch als besondere, aus kontraktiler Substanz bestehende Plasmaprodukte oder Zellorgane bezeichnet werden.

Geißeln und Flimmern nehmen immer direkt vom Zellkörper selbst ihren Ursprung. Ist dieser von einer Membran umgeben, so treten sie durch Poren derselben hindurch. An ihrer Basis sind sie etwas dicker und beginnen oft an der Oberfläche des Protoplasma mit einem kleinen, knopfartigen Ansatzstück, während sie sich nach dem freien Ende zu allmählich zu einer feinen Spitze verjüngen. Die Flimmerorgane finden sich entweder nur in geringer Anzahl (1—4) an einem Ende der Zelle; sie sind dann meist länger und kräftiger; — oder sie bedecken in großer Anzahl, oft zu Tausenden, die ganze Oberfläche der Zelle, und sind dann kleiner und zarter. Im ersten Fall heißen sie Geißeln oder Flagellen, im zweiten Fall dagegen Flimmern (Wimpern, Cilien).

a) Zellen mit Geißeln.

Die Geißeln sind entweder am vorderen oder am hinteren Ende des Körpers angebracht, was eine verschiedene Art der Fortbewegung zur Folge hat. Im ersten Fall gehen die Geißeln bei der Bewegung voran, während der Körper nachgeschleppt wird. Man beobachtet dies hauptsächlich bei den Flagellaten und verwandten Organismen (Fig. 103 A, B, C), bei manchen Bakterienformen (Fig. 35 C), bei den pflanzlichen Samenfäden (Fig. 105) (Moose, Farne, Equisetaceen) sowie bei den Schwärmsporen, unter welchem Namen die Fortpflanzungskörper vieler Algen und mancher Pilze zusammengefaßt werden. Im zweiten Fall stößt die Geißel durch ihre Bewegungen den Körper vor sich her. Ein Beispiel hierfür bieten die Samenfäden der meisten Tiere (Fig. 104).

Die Arbeitsleistung, welche die Flimmerorgane einzelliger Organismen bei ihrer Fortbewegung zu erfüllen haben, ist eine doppelte. Erstens muß durch ihre Tätigkeit der Zellkörper im Wasser schwebend erhalten werden, da sein spezifisches Gewicht etwas größer als das des umgebenden Mediums ist. Es geht dies ja schon einfach aus dem Umstande hervor, daß sich tote Schwärmsporen und Samenfäden bald am Boden des Gefäßes niedersetzen. Zweitens muß durch die Flimmerarbeit der Körper in bestimmter Richtung fortgetrieben werden.

Mit der Mechanik der Bewegung pflanzlicher Schwärmzellen hat sich schon Nägeli (V 1860) eingehend beschäftigt. Nach diesem Forscher wird durch die Schwingungen der Geißeln dem Körper eine zweifache Bewegung mitgeteilt, ein Vorrücken und eine gleichzeitige Drehung um seine eigene Achse. Die Bewegung ist daher eine ähnliche, wie von einer Kugel, die aus einem gezogenen Flintenlauf abgeschossen wird. Dabei läßt sie drei verschiedene Typen unterscheiden:

„An vielen Schwärmzellen, sie mögen in einer geraden oder etwas gebogenen Linie vorwärts gehen, bleiben das vordere und das hintere Ende ihrer Achse genau in dieser Bahn; sie schwimmen steif und ohne Schwanken vorwärts. An anderen sieht man deutlich, daß sie eine

Digitized by Google

gerade oder etwas gebogene Schraubenlinie beschreiben, wobei eine Drehung um die Achse immer einem Umlauf der Schraube entspricht (so daß also die nämliche Zellseite stets nach außen gekehrt ist), und wobei ihre Achse mit der Achse der Schraubenbahn parallel läuft. Endlich gibt es noch andere Schwärmzellen, deren vorderes Ende in einer Schraubenlinie, deren hinteres aber in einer geraden Linie oder in einer Schraube von geringerem Durchmesser vorwärts geht. Die Natur der zweiten und dritten Bewegung erkennt man nur ganz deutlich, wenn sie langsam stattfinden. Sowie sie schneller werden, erkennt man nur ein Schwanken, das besonders bei der letzteren einen eigentümlichen Charakter hat."

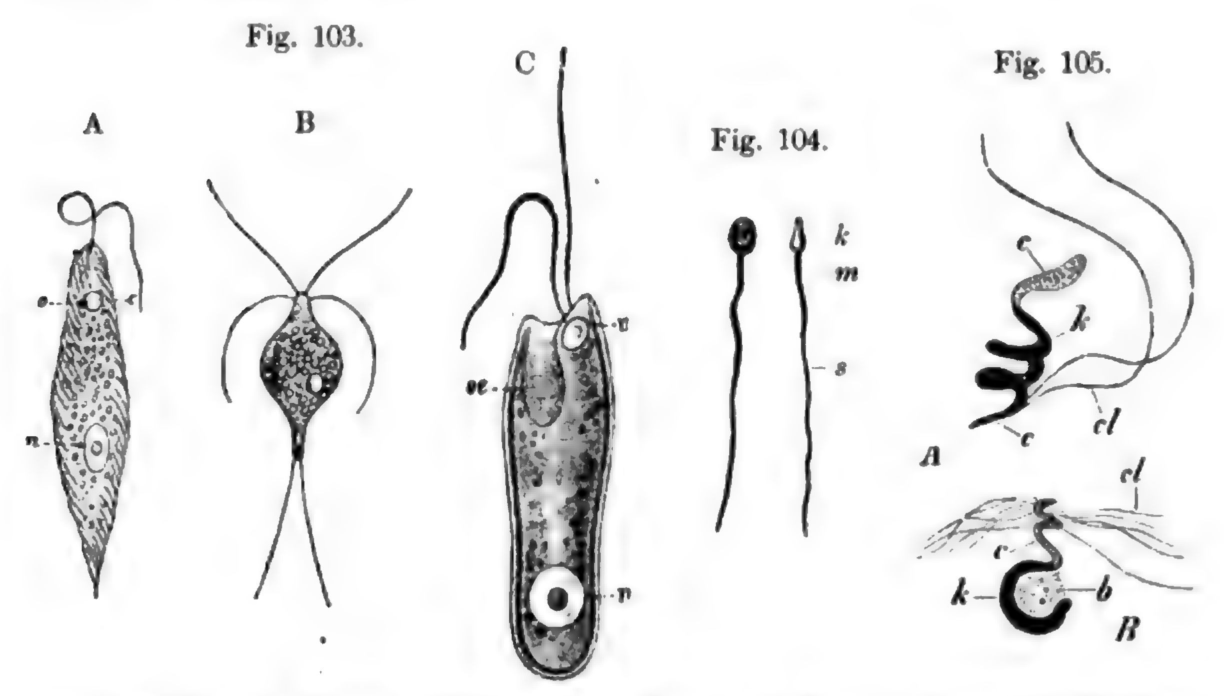


Fig. 103. A Euglena viridis. Nach STEIN. *n* Kern, *c* kontraktile Vakuole. *o* Pigmentfleck. B Hexamitus inflatus. Nach STEIN. C Chilomonas paramaecium. Nach BÜSCHELI. *oe* Cytostom, *v* kontraktile Vakuole. *n* Kern. Aus R. HERTWIG.

Fig. 104. **Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten.** Dieselben bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*).

Fig. 105. A Ein Spermatozoid von Chara fragilis. B Spermatozoid des Farnes. Onoclea struthiopteris. Nach SHAW. Der Zellkern *k* ist dunkler gehalten, *c* der cytoplasmatische Abschnitt, *cl* Cilien, in B der dichten Kante des Bandes entspringend, *b* Blase. Vergr. A 540. B 850.

Die Richtung, in welcher sich die Schwärmzellen um ihre Längsachse drehen, ist gewöhnlich für jede Art, Gattung oder Familie konstant; manche drehen sich „südwestlich" (Ulothrix), andere „südöstlich" (Samenfäden der Farne), einige endlich sind drehungsvage, da sie sich bald südöstlich, bald südwestlich drehen (Gonium). Wenn Schwärmzellen an irgendeinen Gegenstand anstoßen, so hören sie eine Zeitlang auf, sich vorwärts zu bewegen, fahren aber fort, sich um ihre Längsachse zu drehen. Dann „erfolgt meist ein Zurückweichen, wobei sie mit dem hinteren Ende vorangehen und sich in absteigend-entgegengesetzter Richtung drehen. Diese Rückwärtsbewegung dauert meist nur kurze Zeit und ist immer langsamer; sie wird bald wieder durch die normale Bewegung vertauscht, die meist in einer etwas abgelenkten Richtung erfolgt."

Digitized by Google

Durch seine Beobachtungen wird NÄGELI zu der Annahme geführt, „daß die Schwärmzellen und Samenfäden bei vollkommen regelmäßiger Form, bei symmetrischer Verteilung der Masse und bei Homogenität des Mediums in einer geraden Linie dahinschwimmen würden — und daß alle Abweichungen, sowohl rücksichtlich der Achsendrehung, als der Fortbewegungsbahn davon herrühren, daß die beweglichen Körper nicht symmetrisch gebaut sind, ihren Schwerpunkt nicht im Zentrum haben und nicht ringsum gleichmäßige Reibungswiderstände erfahren".

Mit Hilfe der Geißeln wird eine viel raschere Fortbewegung als durch das Kriechen mit Pseudopodien erzielt. Nach NÄGELI gebrauchen die Schwärmzellen, um den Weg von 1 Fuß zu durchlaufen, gewöhnlich eine Stunde, die schnellsten bloß $^1/_4$ Stunde. Während der Mensch während einer Sekunde beim gewöhnlichen Gehen etwas mehr als die Hälfte seiner Länge zurücklegt, beträgt der von einer Schwärmspore in derselben Zeit durchmessene Raum nicht ganz das Dreifache ihres Durchmessers. Wenn unter dem Mikroskop uns die Bewegung eine sehr lebhafte zu sein scheint, so muß man sich vergegenwärtigen, daß dieselbe, der angewandten Vergrößerung entsprechend, schneller erscheint, als sie in Wahrheit ist, da ja der durchlaufene Weg auch vergrößert worden ist. Die Fortbewegung ist eine absolut geringe. „Ohne Vergrößerung würde man, auch wenn die Organismen vollkommen deutlich wären, ihre Bewegung wegen der Langsamkeit nicht sehen."

Tierische Samenfäden (Fig. 104) unterscheiden sich dadurch von den pflanzlichen Schwärmzellen, daß der einfache Geißelfaden am hinteren Ende des Körpers angebracht ist und ihn so vor sich hertreibt. Der Faden führt dabei schlängelnde Bewegungen aus in ähnlicher Weise wie der Körper mancher Fische. In einigen Fällen besitzt er noch eine kompliziertere Struktur, indem er mit einer feinen kontraktilen oder undulierenden Membran besetzt ist. Diese ist dem Flossensaum eines Fisches vergleichbar; sie findet sich besonders schön am Schwanzteile der großen Samenfäden von Salamandra und Triton entwickelt (Fig. 106). Bei Untersuchung desselben vermittels stärkerer Vergrößerungen sieht man über die Oberfläche der undulierenden Membran fortwährend von vorn nach hinten fortschreitende Wellen verlaufen. „Dieselben entstehen", wie HENSEN auseinandersetzt, „dadurch, daß sukzessive jeder Querschnitt des Schwanzes in die beiden extremen Stellungen (Fig. 107) übergeht. Hat das von oben gesehene Stück des Saumes I bis I¹ (Fig. 107) zurzeit 0 die angegebene Lage, so wird es am Ende des ersten Viertels der Periode die Stellung II bis II¹ oder, was dasselbe ist, die Stellung II¹ bis II² einnehmen. Am Ende des zweiten Viertels ist II¹ bis II² in die Lage III bis III¹ oder, was dasselbe ist, in III¹ bis III² übergegangen. Am Ende des dritten Viertels

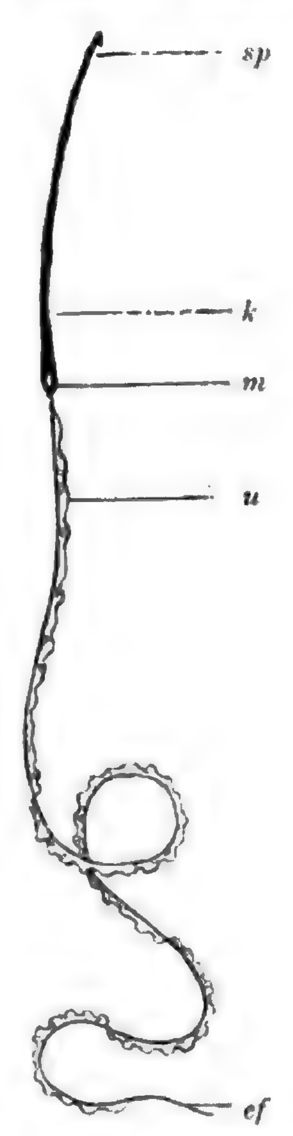


Fig. 106. **Samenfaden von Salamandra maculata.** *k* Kopf, *m* Mittelstück, *ef* Endfaden, *sp* Spitze, *u* undulierende Membran.

der Periode ist dann III[1] bis III[2] in die Lage IV bis IV[1] übergegangen und wird am Ende der ganzen Periode wieder die Stellung I bis I[1] einnehmen. Alle diese Bewegungen erfolgen mit einer gewissen Kraft und Geschwindigkeit; es fragt sich, wie daraus eine Vorwärtsbewegung entstehen kann? Ein Flächenelement des Saumes (Fig. 107) bewegt sich, wie der Pfeil angibt, von α nach γ mit der Kraft $\varkappa = \alpha\gamma$. Die Kraft kann zerlegt werden in die Komponenten $\alpha\beta$ und $\beta\gamma$. Die Kraft $\alpha\beta$ drückt in der Richtung des Saumes, komprimiert ihn und gibt wahrscheinlich keinen äußeren Effekt. Die Kraft $\beta\gamma$ läßt sich weiter zerlegen in $\gamma\delta$ und $\gamma\varepsilon$. $\gamma\varepsilon$ treibt das Wasser gerade nach rückwärts, und insoweit dieses dem Druck widersteht, treibt das Körperchen nach vorwärts. Die Kraft $\gamma\delta$ würde das Körperchen um die eigene Achse rotieren machen, doch ihr wirkt die gleiche, also entgegengesetzte Kraftkomponente entgegen, welche an allen Orten sich entwickelt, wo die Pfeile in entgegengesetzter Richtung (also z. B. über D) verlaufen. Im

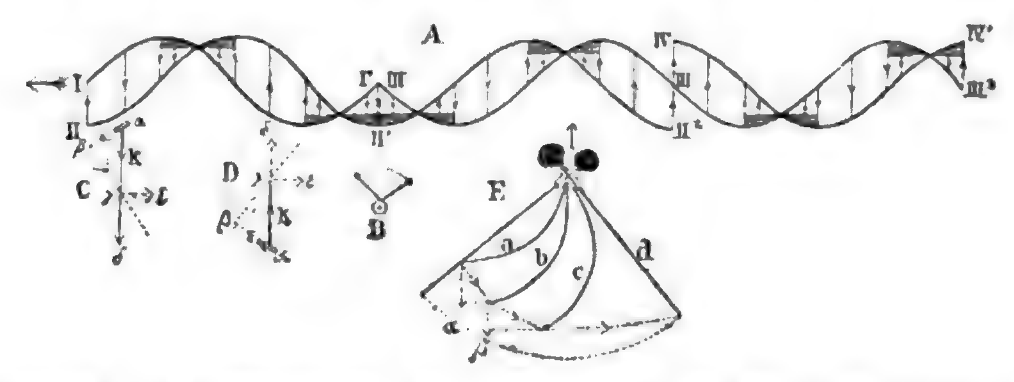


Fig. 107. **Zur Erklärung des Mechanismus der Samenbewegung.** Nach HENSEN Fig. 22. A Die vier Phasen der Stellung, welche der Wimpersaum einnimmt, wenn eine Welle über ihm hinläuft. I bis I[1] die erste, II bis II[2] die zweite, III bis III[1] bis III[2] die dritte, IV bis IV[1] die vierte Phase der Biegung des Saums in der Länge einer Welle. B Durchschnitt des Schwanzfadens und Saums in den zwei Stellungen stärkster Elongation. C und D Zerlegung der Kräfte des Saums. E Bewegung eines gewöhnlichen Samenkörperchens. *a b c* verschiedene Phasen der Bewegung.

übrigen gibt die Fig. D dieselbe Kraft $\gamma\varepsilon$ wie Fig. C. Nur die schraffierten Flächen der Fig. A entwickeln der Komponente $\gamma\varepsilon$ entgegengesetzte Kräfte. Man sieht aber, daß die Größe der betreffenden Flächen und damit ihre Kraftkomponente durchaus zurücktreten" (HENSEN V 1881).

b) Zellen mit vielen Flimmern.

Durch reichliche Bewimperung zeichnen sich unter den niederen, einzelligen Organismen besonders die Infusorien aus, die deswegen auch den Namen der Ciliaten führen (Fig. 108). Im Vergleich zu den Geißeln sind die Cilien, Flimmern oder Wimpern von viel geringerer Größe, meist ca. 0,1 bis 0,3 μ dick und etwa 15 μ lang. Ihre Zahl kann sich auf mehrere Tausende belaufen. So wurde sie bei Paramaecium aurelia auf annähernd 2500 berechnet. Für das parasitische Balantidium elongatum der Frösche, welches eine Länge von 0,3 erreicht und sehr dicht bewimpert ist, nimmt BÜTSCHLI (V 1889) an, daß seine Cilien wohl nach Zehntausenden geschätzt werden müssen. Gewöhnlich sind dieselben in vielen Längsreihen angeordnet, die entweder nur auf einen Teil der Körperoberfläche beschränkt sind oder sie in spiralen Touren rings umziehen.

Digitized by Google

Neben den Cilien kommen bei vielen Infusorien noch besondere größere Bewegungsorgane vor, die Cirren und die undulierenden Membranen. Die Cirren unterscheiden sich von den Cilien durch größere Dicke und Länge und dadurch, daß sie, an der Basis breit entspringend, in eine feine Spitze auslaufen (Fig. 108). Ferner zeigen sie eine fibrilläre Differenzierung, wie Muskelfasern, so daß sie sich in viele feine Fibrillen zerlegen lassen (Bütschli). Cirren treten besonders häufig bei hypotrichen Infusorien und in der Umgebung der Mundöffnung auf. Auf diese sind auch die undulierenden Membranen in ihrer Ausbreitung beschränkt. Sie sind flächenartig entwickelte Bewegungsorgane, welche häufig von der Basis gegen den freien Rand zu deutlich fein gestreift sind und daher wohl ebenfalls, wie die Cirren, eine fibrilläre Struktur besitzen.

Fig. 108. Fig. 109.

Fig. 108. **Stylonychia mytilus, von der Bauchfläche gesehen.** Nach Stein (aus Claus, Zoologie). *Wz* adorale Wimperzone, *C* Kontraktile Vakuole, *N* Nucleus, *N'* Nucleolus *A* After.

Fig. 109. **Spirostomum ambiguum.** Durch einen Einschnitt ist die Kontinuität der die Periostomwimpern tragenden Hautstrecke unterbrochen. Aus Verworn.

Die Bewegungsweise der Infusorien ist eine sehr mannigfaltige. Meist dreht sich ihr Körper, wenn er sich frei durch das Wasser bewegt, um seine Längsachse. Die Richtung der Bewegung kann wechseln, die Tätigkeit der Wimpern kann plötzlich verlangsamt, plötzlich beschleunigt werden; sie kann auch kurze Zeit stillstehen, ohne besondere äußere Veranlassung. So kommen verschiedenartige Bewegungsformen, die scheinbar den Eindruck des Willkürlichen machen, zustande. Hierbei ist auch beachtenswert, daß die oft nach Tausenden zählenden Wimpern ein und desselben Individuums streng koordinierte Bewegungen ausführen. „Sie schlagen nicht nur stets in derselben Frequenz der Schwingungen (Rhythmus) bei gleicher Amplitude, sondern sie schlagen auch sämtlich nach derselben Richtung und immer in derselben Reihenfolge“ (Verworn). Die Koordination der Bewegung geht sogar so weit, daß zwei Individuen, die aus Teilung eines Muttertieres entstehen, durchaus übereinstimmende und synchronische Bewegungen ausführen, solange sie noch durch eine Plasmabrücke vereinigt sind. Es folgt hieraus, daß zwar die Wimperorgane das Vermögen besitzen, sich selbsttätig zusammenzuziehen, daß ihr Zusammenwirken aber durch Reizübertragungen vom Protoplasmakörper geregelt wird.

Bei der Reizübertragung scheint besonders das Ektoplasma von Bedeutung zu sein, wie aus einem Versuch von Verworn (V 1890) hervorgeht. Verworn machte bei Spirostomum ambiguum (Fig. 109) und Stentor coeruleus einen kleinen Einschnitt mit einer Lanzette in das die Wimperreihen tragende Ektoplasma. „In diesem Falle konnte deutlich beobachtet werden, daß die Wimperwellen nicht über die

Digitized by Google

Schnittstelle hinwegliefen, sondern sich auf die eine Seite beschränkten und auf der anderen Seite nicht wieder zum Vorschein kamen." Bisweilen beobachtete VERWORN auch, daß die Mittellage, um welche die Wimpern schlagen, in der einen Hälfte der Wimperreihen vorübergehend eine andere war, als auf der anderen Seite der Schnittstelle.

Fig. 110.

Fig. 111.

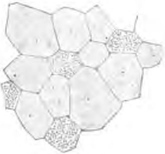


Fig. 113.

Fig. 112.

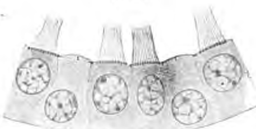


Fig. 110. **Flimmerepithelzellen aus einem Lebergang von Helix hortensis.** Nach HEIDENHAIN. Vergr. 2500.

Fig. 111. **Flimmerzelle von Helix hortensis von der freien Oberfläche her gesehen.** Nach HEIDENHAIN.

Fig. 112. **Flimmerzellen und flimmernde Zylinderzellen aus dem Nebenhoden des Kaninchens.** Nach LENHOSSEK.

Fig. 113. **Flächenansicht des Nebenhodenepithels des Kaninchens.** Nach LENHOSSEK.

Flimmernde Zellen finden sich auch häufig im Körper vielzelliger Organismen, wo sie in großer Menge vereint das sogenannte Flimmerepithel bilden. Auf der freien Oberfläche einer einzigen Zelle können 50, ja selbst 100 und mehr Flimmerhärchen entspringen (Fig. 110—113).

Digitized by Google

Mit breiterer Basis beginnend, laufen sie allmählich in eine außerordentlich feine Spitze aus. An geeigneten Objekten hat man bei Untersuchung mit starken Vergrößerungen noch zwei besondere Strukturteile in Verbindung mit jedem Flimmerhaar nachweisen können: 1) das Basalkörperchen und 2) die Wimperwurzel. Das Basalkörperchen ist ein kleines Korn, welches der Basis des Flimmerhaares ansitzt, in die Rindenschicht des Protoplasma eingebettet ist und durch besondere Färbungsmethoden (namentlich durch HEIDENHAINS Hämatoxylin) sich so intensiv imbibieren läßt, daß es sich scharf gegen die Umgebung absetzt (Fig. 110). Wie man bei Betrachtung von der freien Fläche wahrnimmt, sind häufig die Basalkörperchen in Reihen angeordnet, so z. B. in der in Fig. 111 abgebildeten Zelle von Helix hortensis, die etwa 100 Cilien trägt. Mit jedem Basalkörperchen hängt wieder eine in das Protoplasma der Zelle eingebettete feine Fibrille zusammen, welche sich an geeigneten Objekten so deutlich machen läßt, als ob

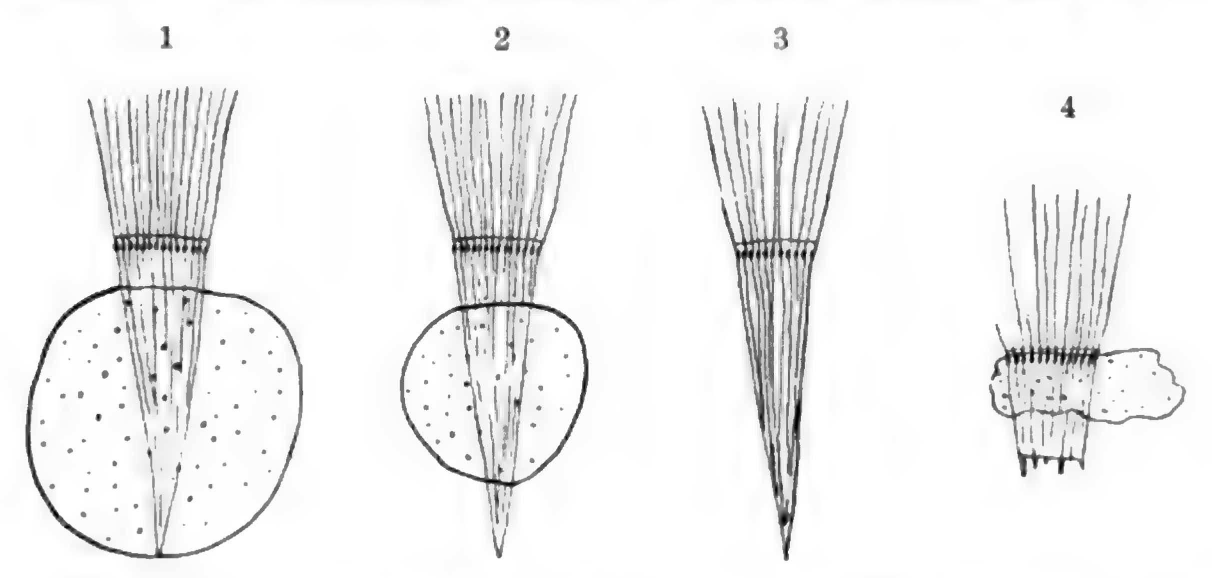


Fig. 114. **Schemata von kernlosen Fragmenten von Flimmerzellen, welche noch lebhafte Flimmerbewegung zeigten.** Das Protoplasma ist punktiert, der Fibrillenkonus längsgestreift dargestellt nach PETER. Fig. 1 und 2 zeigen Plasma, das dem Fibrillenkonus anhaftet. Fig. 3 stellt ein isoliertes Flimmerorgan dar. Bei Fig. 4 ist der Fibrillenkonus abgebrochen, so daß einzelne der Fäden aus dem Apparat herausragen.

„sie mit dem Lineal gezogen wäre“. Von ENGELMANN wurde sie die Wimperwurzel genannt. Alle Fibrillen lassen sich im Körper der Zelle nach abwärts bis in die Gegend des Kerns verfolgen; sie konvergieren dabei und erzeugen auf diese Weise zusammen einen „Fibrillenkonus“. Verfolgt man die Fibrillen von der Spitze des Kegels her gegen die Endfläche der Zelle, so gewahrt man, wie HEIDENHAIN glaubt feststellen zu können, daß sie sich fortgesetzt dichotomisch teilen. Dabei bleiben die Fibrillen, die aus der Teilung einer Mutterfibrille hervorgegangen sind, gern zu einer kleinen Gruppe vereinigt, welche sich von der nächsten ebensolchen Gruppe durch einen Zwischenraum scheidet (ENGELMANN V 1879, M. HEIDENHAIN IV 1899).

Durch Zerzupfen lebender Flimmerzellen ist es möglich, den Flimmerapparat vom Protoplasma teilweise, so daß ihm nur wenige Bröckchen anhaften, oder selbst vollständig zu trennen. Durch solche von ENGELMANN und PETER ausgeführten Experimente (Fig. 114, 1—4) kann man sich einmal überzeugen, daß Wimper, Basalkörperchen und Wimper-

Digitized by Google

wurzel ein zusammengehöriges Ganzes bilden, das in drei substantiell verschiedene Abschnitte gesondert ist, und zweitens kann man die Frage untersuchen, ob auf die Flimmerbewegung Kern und Protoplasma einen Einfluß ausüben. Beides wird von PETER in Abrede gestellt. Denn kernlos gemachte Fragmente von Flimmerzellen ließen in der feuchten Kammer $6^1/_2$ Stunden lang die Bewegung der Flimmern erkennen. Auch Trennung vom Protoplasma bringt nicht die Bewegung zum Stillstand. Daher liegt, wie PETER (V 1899) sich ausdrückt, „der Motor für die Flimmerbewegung im Wimperorgan selbst".

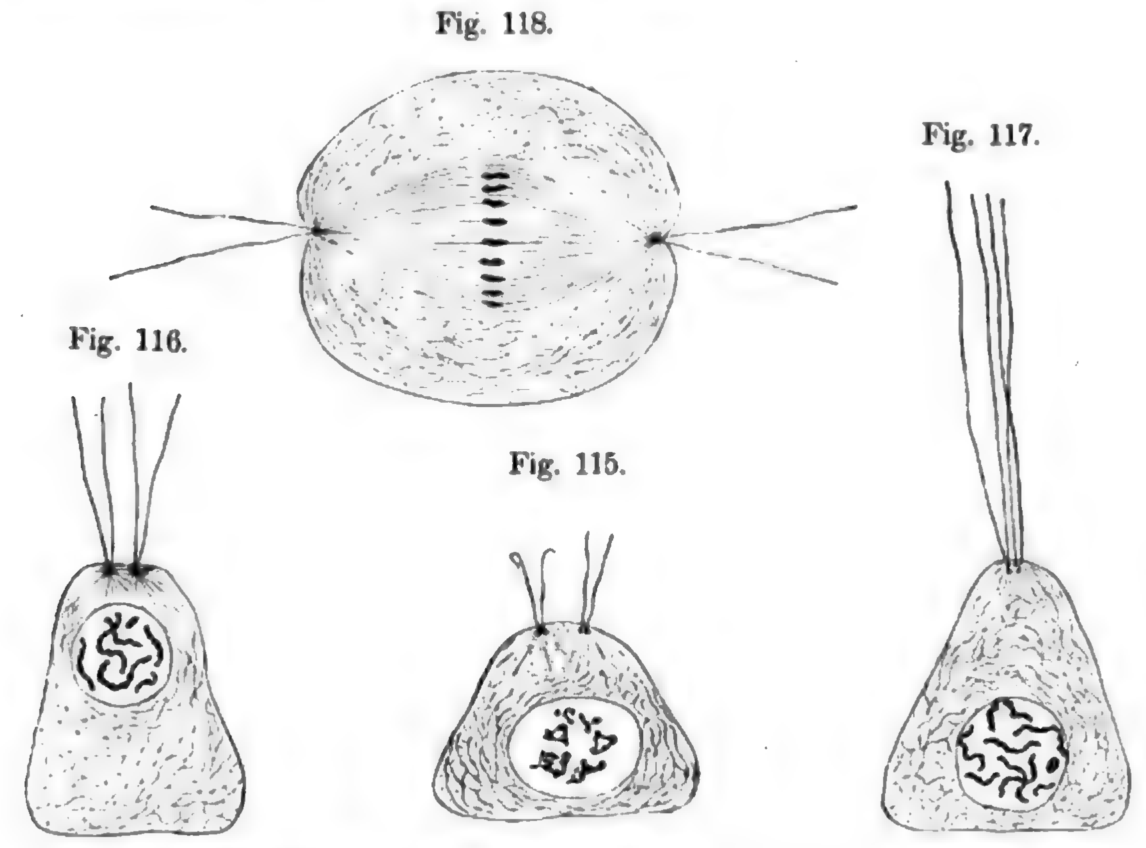


Fig. 115. **Spermatocyte von Bombyx mori.**

Fig. 116. **Desgl. mit einer Zentrodesmose zwischen den beiden Gruppen der geißeltragenden Zentrosomen.**

Fig. 117. **Spermatocyte der zweiten Generation von Hyponomenta cognatella mit 4 geißeltragenden Zentrosomen.**

Fig. 118. **Spermatocyte von Bombyx mori in Teilung begriffen.**

Fig. 115—118 nach HENNEGUY.

Ferner glaubt PETER bei Zerlegung des Wimperorgans in seine 3 Abschnitte „die Basalkörperchen für die Bewegungszentren der Flimmerhaare" erklären zu müssen. Denn die Flimmern hören zu schlagen auf, wenn sie, was häufig geschieht, durch das Zerzupfen vom Basalkörperchen getrennt sind. „Dynamische Zentralorgane" hat sie daher LENHOSSEK genannt und zugleich den Beweis zu führen gesucht, daß sie aus den Zentrosomen einer Zelle hervorgegangen sind und ihnen entsprechen. Zugunsten seiner Ansicht beruft er sich 1) auf die starke Färbbarkeit der Basalkörperchen in Hämatoxylin, 2) auf die Unmöglichkeit, in Flimmerzellen außer den Basalkörperchen besondere Zentrosomen nachzuweisen, während in jeder flimmerlosen Zylinderzelle an der freien Oberfläche ein Zentrosomenpaar leicht ausfindig zu machen ist, 3) auf

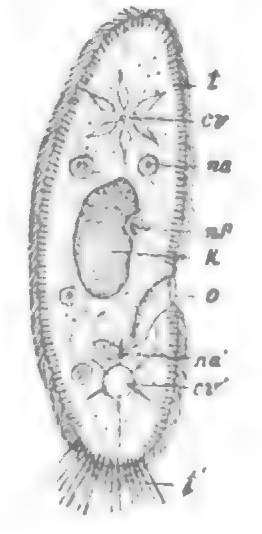
den Bau der Samenfäden, bei welchen das die Geißel tragende Mittelstück vom Zentrosom der Spermatide abstammt.

Danach müßten die vielen Basalkörperchen einer Flimmerzelle durch Teilung von einem Zentrosom abstammen.

Für die Ansicht, nach welcher Basalkörperchen und Zentrosomen verwandte Bildungen sind, sprechen auch Beobachtungen von MEVES und HENNEGUY an den Spermatocyten aus dem Hoden der Schmetterlinge (Fig. 115—118). Das Objekt zeigt die besondere Eigenschaft, daß schon die Spermatocyten, welche wie ein Epithel die Samenampullen auskleiden, auf ihrer freien Oberfläche zwei Paar Geißeln tragen. Diese sitzen auf paarweise angeordneten Basalkörperchen, die zuweilen durch Zentrodesmose verbunden sind. Wenn nun eine Spermatocyte sich zur Teilung vorbereitet (Fig. 118), nimmt sie eine ovoide Form an. Die beiden Gruppen der Zentrosomen entfernen sich mehr und mehr voneinander und kommen eine jede an das Ende des längsten Zelldurchmessers zu liegen, wobei sie immer in Berührung mit den Geißeln bleiben und ihre periphere Lage beibehalten. Sie bilden dann die beiden Pole der Kernteilungsfigur, deren Spindelfasern sich zwischen ihnen entwickeln. Hieraus schließen MEVES (V 1897) und HENNEGUY (V 1898), daß die Körperchen an der Basis der Geißeln wahre Zentralkörperchen sind. Man vergleiche hierzu auch den Abschnitt über die Zentralkörperchen (p. 49—55).

III. Die kontraktilen Vakuolen oder Behälter einzelliger Organismen.

Kontraktile Vakuolen treten häufig bei Amöben, Rhizopoden, Flagellaten (Fig. 97, 102, 103) und Infusorien (Fig. 119 *cv*) auf. Bei den Infusorien, bei denen sie am genauesten untersucht worden sind, ist meist im ganzen Körper nur eine einzige Vakuole, zuweilen sind zwei (Fig. 119), selten einige mehr vorhanden; sie liegen stets dicht an der Körperoberfläche unter dem Ektoplasma. Von anderen Flüssigkeitsvakuolen, die im Körper in großer Anzahl verbreitet sein können, unterscheiden sie sich leicht dadurch, daß ihr wässeriger Inhalt in regelmäßigen Intervallen vollständig nach außen entleert und wieder ergänzt wird. Sie verschwinden daher vorübergehend (Fig. 119 *cv*), um bald wieder zum Vorschein zu kommen (*cv'*). Die Entleerung geschieht durch eine oder mehrere besondere Poren, die an der Oberfläche des Infusorienkörpers unmittelbar über der Vakuole nachweisbar sind. „Jeder Porus erscheint gewöhnlich als ein sehr kleines, von einem dunklen Randsaum umzogenes und im Innern lichtes Kreischen. Die Helligkeit des Inneren rührt von der Durchbrechung der Pellicula und Alveolarschicht her.“ Zuweilen setzt sich jeder Porus bis zur kontraktilen Vakuole in ein feines Ausflußröhrchen fort. Nicht selten sind noch besondere Zufuhrkanäle (1, 2 und mehr) in ihrer Umgebung in regelmäßiger Anordnung zu erkennen. Bei Paramaecium aurelia und P. caudatum (Fig. 119), deren zuführendes Kanalsystem schon seit



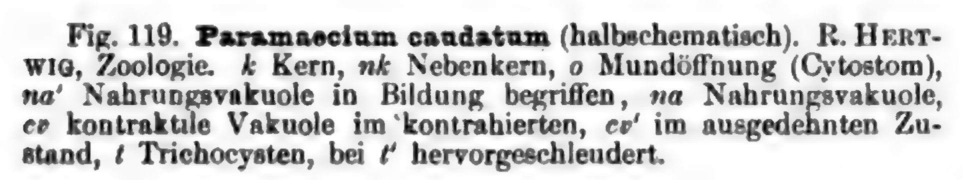


Fig. 119. **Paramaecium caudatum** (halbschematisch). R. HERTWIG, Zoologie. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom), *na'* Nahrungsvakuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvakuole, *cv* kontraktile Vakuole im kontrahierten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgeschleudert.

Digitized by Google

längerer Zeit bekannt ist und am häufigsten studiert wurde, strahlen von jeder der beiden dorsalen Vakuolen ca. 8—10 ziemlich gerade Kanäle aus, die fast über den gesamten Körper zu verfolgen sind. Jedoch greifen die Kanäle beider Vakuolensysteme nicht zwischeneinander hinein. Sie sind in der Nähe der kontraktilen Vakuole am stärksten und verfeinern sich distal mehr und mehr.

Sehen wir uns nun die Wirkungsweise dieser eigentümlichen Apparate näher an, wozu sich Paramaecium als ein sehr geeignetes Objekt darbietet (Fig. 119). Wenn die beiden kontraktilen Vakuolen ihre größte Ausdehnung erreicht haben, wird plötzlich in kurzer Zeit und mit beträchtlicher Energie ihr ganzer Inhalt durch ihre Ausfuhrkanäle und Poren nach außen entleert, so daß die Vakuolenhöhle vorübergehend vollständig verschwindet. Wie bei der Zusammenziehung des Herzens bezeichnet man diesen Zustand als Systole, dagegen die Periode, in welcher sich die Vakuole wieder mit Flüssigkeit füllt und sichtbar wird, als Diastole.

Die Füllung geht in der Weise vor sich: Schon vor Beginn der Systole nehmen die oben beschriebenen zuführenden Kanäle aus dem Entoplasma des Infusorienkörpers Flüssigkeit auf, die wahrscheinlich mit Kohlensäure und einigen Stoffwechselprodukten beladen ist. Die Füllung geschieht wohl, wie Schwalbe (V 1866) vermutet, infolge „des Druckes, unter dem die durch immer neue Wasseraufnahme durch den Mund sich mehrende Flüssigkeit im Körper des Tieres steht“. Zu dieser Zeit sind wegen der Füllung mit Wasser die zuführenden Kanäle gut sichtbar. Sie schwellen in der Umgebung des kontraktilen Behälters, welcher jetzt den höchsten Grad der Füllung erreicht hat, spindelförmig an und bilden dadurch um denselben einen Kreis rosettenförmig angeordneter Vakuolen, welche Bütschli als Bildungsvakuolen bezeichnet. Wegen ihrer Füllung kann bei der Systole der kontraktile Behälter die in ihm enthaltene Flüssigkeit nicht in die Zufuhrkanäle, sondern nur nach außen entleeren. Wenn er dann wieder in die Diastole eintritt, ergießen die prall gefüllten Bildungsvakuolen ihre Flüssigkeit in ihn hinein, wodurch er wieder sichtbar wird und sich allmählich zur ursprünglichen Größe ausdehnt. Infolgedessen verschwinden am Anfang der Diastole die leer gewordenen Bildungsvakuolen vorübergehend, füllen sich aber von neuem aus dem Körperparenchym bis zum Beginn der nächstfolgenden Systole.

Bei gleichzeitiger Gegenwart mehrerer Vakuolen herrscht im allgemeinen die Regel, daß sie sich alternierend entleeren, was eine möglichst gleichmäßige Wasserausscheidung bewirkt. Die Frequenz ihrer Entleerung ist bei den einzelnen Infusorienarten im allgemeinen eine sehr schwankende. Nach den Beobachtungen von Schwalbe (V 1866) läßt sich hierbei die Regel feststellen, daß die Frequenz der Kontraktionen um so größer ist, je kleiner die kontraktilen Vakuolen sind. „So ziehen sich dieselben bei Chilodon cucullulus in 2 Minuten ungefähr 13—14mal zusammen, bei Paramaecium aurelia in derselben Zeit nur 10—11mal, bei Vorticella microstoma nur 1—2mal. Noch seltener erfolgen die Kontraktionen bei Stentor und Spirostomum. Von den angeführten Tieren haben in der Tat Stentor und Spirostomum die größten kontraktilen Behälter, dann kommt die Vorticella, dann Paramaecium aurelia und endlich Chilodon cucullulus, dessen Vakuolen wohl nur den halben Durchmesser von den bei Paramaecium vorkommenden haben; bei diesem beträgt der Durchmesser 0,0127 mm, bei der Vorticella 0,0236 mm“ (Schwalbe).

Der durch die kontraktilen Vakuolen erzeugte Wasserwechsel ist ein erstaunlich großer. Nach Berechnungen von MAUPAS entleert z. B. Paramaecium aurelia bei 27° C ein ihrem Körpervolum gleiches Volum Wasser in 46 Minuten.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß die kontraktilen Behälter nicht einfache, unbeständige Flüssigkeitstropfen im Plasma, sondern feststehende morphologische Differenzierungen im Körper der Protozoen sind, wirkliche Zellorgane, die wahrscheinlich im Dienste der Atmung und Exkretion eine wichtige Funktion zu erfüllen haben. Die Energie, mit welcher der Behälter seinen Inhalt bis zum vollständigen Schwund entleert, spricht dafür, daß die aus hyaliner Substanz gebildete Wandschicht wie die Substanz der Geißeln in besonderem Maße kontraktil ist und sich durch diese Eigenschaft vom Entoplasma des Infusorienkörpers unterscheidet. Allerdings ist an dem kontraktilen Behälter mikroskopisch keine eigene Wandschicht von der übrigen Körpermasse scharf abzugrenzen, wie ja auch an der glatten Muskelfaser kontraktile Substanz und Protoplasma sich nicht immer sehr deutlich gegeneinander absetzen, und wie die Geißeln auch an ihrer Basis in das Protoplasma der Zelle übergehen.

Mit SCHWALBE (V 1866) und ENGELMANN bin ich also der Ansicht, daß die Behälter eine kontraktile Wandschicht besitzen, welche von der übrigen Körpermasse nicht abgegrenzt ist. Im übrigen sind bekanntlich feine Häutchen oft mikroskopisch nicht nachweisbar, obwohl sie unzweifelhaft vorhanden sind. An vielen Pflanzenzellen ist es unmöglich, den sogenannten Primordialschlauch zu sehen, solange er der Zellulosemembran fest anliegt, während man sich durch Plasmolyse von seinem Dasein überzeugen kann.

Mit dieser Auffassung befinde ich mich mit BÜTSCHLI (V 1889) im Widerspruch. BÜTSCHLI betrachtet die kontraktilen Behälter als einfache Flüssigkeitstropfen im Plasma. „Jede Vakuole hört mit ihrer Austreibung als solche zu existieren auf. Ihre Nachfolgerin ist ein ganz neues Gebilde, ein neu erstandener Tropfen, welcher wiederum nur bis zur Austreibung existiert.“ Sie entsteht nach ihm durch Zusammenfluß mehrerer Bildungsvakuolen, die als kleine Tröpfchen im Plasma ausgeschieden werden, sich vergrößern und dann durch Einreißen der Zwischenwände verschmelzen. Die auch von BÜTSCHLI beschriebene Existenz von zu- und abführenden Kanälen, die Konstanz in der Zahl der Behälter, der Umstand, daß sich der Behälter bei der Diastole an der gleichen Stelle wiederfindet, wo er bei der Systole verschwunden ist, die Verhältnisse der Frequenz bei gleichbleibender Temperatur und bei Temperaturschwankungen scheinen mir gegen die BÜTSCHLIsche Auffassung zu sprechen. Daß am Schluß der Systole der Behälter nach Austreibung seines Inhaltes momentan nicht sichtbar ist, kann wohl nicht schwer gegen die Annahme seiner Konstanz in die Wagschale fallen, wenn man berücksichtigt, daß selbst große Lymphspalten und kapillare Blutgefäße bei den Wirbeltieren sich im uninjizierten Zustand der Wahrnehmung entziehen können.

IV. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung.

Um das Bild der Protoplasmabewegungen nach allen Seiten zu vervollständigen, ist endlich noch der Formveränderungen zu gedenken, welche der Zellkörper gewissermaßen durch passive Bewegungen

Digitized by Google

erfahren kann. Die Zelle befindet sich hier in derselben Lage wie ein Muskel, der durch eine von außen auf ihn einwirkende Kraft, die an den Gliedmaßen ansetzt, gedehnt und wieder verkürzt wird.

So verändern die Zellen des tierischen Körpers zuweilen in außerordentlich hohem Grade ihre Form, indem sie sich allen Gestaltveränderungen anpassen müssen, welche einzelne Organe infolge von Muskelwirkung oder durch Dehnung bei Ansammlung von Flüssigkeit und Nahrung erfahren. Fadenförmige Epithelzellen müssen sich in Zylinder, diese in Platten umwandeln, wenn bei Dehnung eines Organs sich die Oberfläche vergrößert; und die umgekehrte Metamorphose müssen sie wieder durchmachen, wenn sich das ganze Organ und mithin auch seine Oberfläche verkleinert.

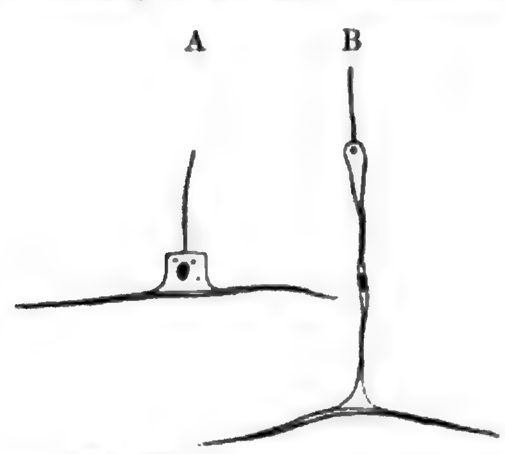


Fig. 120. **Epithelmuskelzellen aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (Sagartia parasitica).** Nach O. und R. HERTWIG, Taf. VI, Fig. 11; aus HATSCHEK Fig. 108. A im ausgedehnten Zustand, B im stark verkürzten Zustand der Tentakeln.

Was für gewaltige und urplötzliche Formveränderungen der Protoplasmakörper einer Zelle ohne Vernichtung seiner feinen Struktur infolge passiver Bewegungen erträgt, zeigen uns am schönsten die Cölenteraten, bei welchen ausgestreckte Körperteile wie die Fangfäden sich auf ein Zehntel oder mehr durch plötzliche energische Muskelzusammenziehung verkürzen können (O. und R. HERTWIG, V 1879). Die Form, welche eine Epithelzelle darbietet, je nachdem sie einem mäßig oder einem stark kontrahierten Körperteil entnommen ist, fällt wesentlich verschieden aus, wie die Figuren 120 A und B lehren. Die eine entstammt dem Tentakel einer nur mäßig kontrahierten Actinie, die durch chemische Stoffe unempfindlich gemacht und dann abgetötet worden war, die andere einem bei der Abtötung stärker kontrahierten Tentakel eines anderen Individuums. Aus solchen passiven Formveränderungen bei wechselndem Druck läßt sich am besten erkennen, in wie hohem Grad das Protoplasma der Zelle „eine knetbar plastische Masse ist“ (Vergleiche hierzu auch p. 13.)

SECHSTES KAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

IIIa. Das Wesen der Reizerscheinungen.

Die wunderbarste Eigenschaft des Protoplasma ist seine Reizbarkeit oder Irritabilität. Darunter versteht man, wie SACHS (I 1882) sich ausdrückt, „die nur den lebenden Organismen eigentümliche Art, auf die verschiedensten Einwirkungen der Außenwelt in dieser oder jener Weise zu reagieren". Durch die Irritabilität unterscheidet sich am meisten die belebte von der unbelebten Natur, und wurden infolgedessen ältere Naturforscher veranlaßt, in ihr den Ausdruck einer besonderen, nur der organischen Natur zukommenden Lebenskraft zu erblicken.

Die moderne Naturwissenschaft hat die vitalistische Lehre (Vitalismus) fallen gelassen: anstatt durch Annahme einer besonderen Lebenskraft, erklärt sie die Reizbarkeit als ein sehr zusammengesetztes, chemisch-physikalisches Phänomen. Dasselbe ist von anderen chemisch-physikalischen Phänomenen der unbelebten Natur nur graduell verschieden, nämlich nur dadurch, daß die äußeren Einwirkungen eine mit komplizierterer Struktur versehene Substanz, einen Organismus, ein hoch zusammengesetztes, materielles System treffen und dementsprechend auch eine Reihe komplizierter Vorgänge in ihm verursachen. Der berühmte französische Physiologe CLAUDE BERNARD (I 1885) kommt in seinen Vorlesungen über die Phänomene des Lebens zu dem gleichen Endergebnis: „Arrivés au terme de nos études, nous voyons qu'elles nous imposent une conclusion très générale, fruit de l'expérience, c'est, à savoir, qu'entre les deux écoles qui font des phénomènes vitaux quelque chose d'absolument distincte des phénomènes physico-chimiques ou quelque chose de tout à fait identique à eux, il y a place pour une troisième doctrine, celle du vitalisme physique, qui tient compte de ce qu'il y a de spécial dans les manifestations de la vie et de ce qu'il y a de conforme à l'action des forces générales: l'élément ultime du phénomène est physique; l'arrangement est vital."

Daher darf man nicht in einen häufig gemachten Fehler verfallen, aus Analogien, die manche Erscheinungen der unbelebten Natur mit Lebensvorgängen haben, die letzteren direkt mechanisch erklären zu wollen. Hier ist immer im Auge zu behalten, daß eine Substanz von so verwickelter Struktur wie die lebende Zelle auch nicht im entferntesten ihresgleichen in der unbelebten Natur hat, daß daher auch die Reaktionen einer derartigen Substanz ein entsprechend komplizierteres Gepräge an sich tragen.

Digitized by Google

So vollkommen unverständlich und mechanisch unerklärbar uns die meisten Lebensäußerungen der Zelle zurzeit noch erscheinen, so vollziehen sie sich doch — hierin stimmen Philosophen und Naturforscher untereinander überein — nach dem allgemeingültigen Kausalgesetz, kraft dessen jede Veränderung eines Zustandes die Wirkung von vorausgegangenen Ursachen ist und selbst wieder die Ursache für neue Veränderungen wird. Es ist daher hier wohl am Platz, als Grundlage für weitere Verständigung zunächst einige philosophische Erörterungen über das Thema:

Das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus

vorauszuschicken.

Die Ursachen, welche an einem komplizierter beschaffenen mechanischen System von zusammengehörigen Teilen Veränderungen bewirken, lassen sich in zwei Gruppen einteilen, in die causae externae und die causae internae. Zu den ersten gehören alle Veränderungen der Außenwelt, welche das System treffen und es in seinen einzelnen Teilen beeinflussen, zur zweiten Gruppe rechnen wir die Veränderungen, die sich im System selbst vollziehen und dadurch Ursachen werden, indem sie weitere Folgen nach sich ziehen. Wenn im System ein Teil sich verändert, z. B. infolge eines äußeren Anstoßes, so wird er wieder die Ursache für Veränderungen in allen übrigen Teilen, welche mit ihm in Beziehung stehen, und diese werden nun ihrerseits wieder Ursachen für neue Wirkungen, durch welche das System in eine fortlaufende Reihe von Bewegungen versetzt wird.

Dieselbe Unterscheidung läßt sich auch an der lebenden Zelle durchführen, welche ja, wie wir gesehen haben, ein zweckmäßig geordnetes System zahlreicher einfacherer Lebenseinheiten darstellt. Auf dasselbe wirkt, wie auf jedes andere Naturobjekt, die gesamte Außenwelt mit ihren verschiedenartigen Kräften ein und liefert eine fortlaufende Reihe von äußeren Ursachen (causae externae), welche in ihm Veränderungen hervorrufen. Denn zwischen der Zelle und ihrer Umgebung findet ein beständiger Stoff- und Kraftwechsel statt. Licht und Wärme, die verschiedenen mechanischen Kräfte und zahlreiche chemische Affinitäten, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, treten hierbei ins Spiel und bilden eine unerschöpfliche Quelle für biologische Untersuchungen.

Von den äußeren Ursachen sind dann die inneren Ursachen im Leben der Zelle zu unterscheiden. Denn ebenso wie die Teile in einem mechanischen System, stehen die einfacheren Lebenseinheiten, aus denen sich die Zelle, ihr Protoplasma, ihr Kern, die inneren und äußeren Zellprodukte aufbauen, in derartigen Beziehungen zueinander, daß Veränderungen, die in einem Teil des Organismus eintreten, solche auch an anderen Teilen nach sich ziehen. Somit ist jede Veränderung eines zusammengesetzten Systems das mehr oder minder komplizierte Resultat sehr vieler Ursachen, die zum Teil von innen heraus sich im System selber geltend machen; auch liegt es auf der Hand, daß, je größer die Zahl aller in Betracht kommenden Faktoren wird, um so mehr das Ineinandergreifen der zahlreichen Ursachen und Wirkungen, die sich neben- und nacheinander im Prozeß abspielen, sich einer erschöpfenden Analyse und einer klaren Erkenntnis entziehen muß. In höchstem Maße ist dies bei dem Lebensprozeß pflanzlicher und tierischer

Digitized by

Zellen der Fall, so daß uns der kausale Zusammenhang der vor sich gehenden Veränderungen verschleiert wird. Daher hat SCHOPENHAUER

Verschiedene Formen der Kausalität

unterschieden als Ursache in engstem Sinne, als Reiz und als Motiv.

„Die Ursache in engstem Sinne ist die, nach welcher ausschließlich die Veränderungen im unorganischen Reich erfolgen, also diejenigen Wirkungen, welche das Thema der Mechanik, der Physik und der Chemie sind. Von ihr allein gilt das dritte NEWTONsche Grundgesetz: „Wirkung und Gegenwirkung sind einander gleich"; es besagt, daß der vorhergehende Zustand (die Ursache) eine Veränderung erfährt, die an Größe der gleichkommt, die er hervorgerufen hat (die Wirkung). Ferner ist nur bei dieser Form der Kausalität der Grad der Wirkung dem Grade der Ursache stets genau angemessen, so daß aus dieser jene sich berechnen läßt und umgekehrt."

Daher erscheint uns die Kausalität am faßlichsten bei mechanischen Wirkungen. Wenn eine ruhende Kugel durch den Stoß einer rollenden Kugel in Bewegung versetzt wird, so gewinnt die eine so viel an Bewegung, als die andere verliert. „Hier sehen wir gleichsam die Ursache in die Wirkung hinüberwandern." „Das dabei doch noch vorhandene Geheimnisvolle beschränkt sich auf die Möglichkeit des Uebergangs der Bewegung — eines Unkörperlichen — aus einem Körper in den anderen."

„Die zweite Form der Kausalität ist der Reiz, d. h. diejenige Ursache, welche erstlich selbst keine mit ihrer Einwirkung im Verhältnis stehende Gegenwirkung erleidet, und zweitens zwischen deren Intensität und der Intensität der Wirkung durchaus keine Gleichmäßigkeit stattfindet. Folglich kann hier nicht der Grad der Wirkung gemessen und vorher bestimmt werden nach dem Grad der Ursache: vielmehr kann eine kleine Vermehrung des Reizes eine sehr große der Wirkung verursachen oder auch umgekehrt die vorige Wirkung ganz aufheben, ja, eine entgegengesetzte herbeiführen." „Reize beherrschen das organische Leben als solches, also das der Pflanzen, und den vegetativen, daher bewußtlosen Teil des tierischen Lebens."

Als dritte Form der Kausalität nennt SCHOPENHAUER das Motiv; sie leitet das eigentlich animalische Leben, also das Tun, d. h. die äußeren, mit Bewußtsein geschehenden Aktionen aller tierischen Wesen. „Das Medium der Motive ist die Erkenntnis: die Empfänglichkeit für sie erfordert folglich einen Intellekt." „Sie ist die durch das Erkennen hindurchgehende Kausalität."

Während die mechanische Kausalität die am leichtesten faßliche ist, weil Ursache und Wirkung sich aneinander messen lassen, verliert bei den höheren Formen der Kausalität, beim Reiz und beim Motiv, der kausale Vorgang an unmittelbarer Faßlichkeit und Verständlichkeit: bei ihnen werden Ursache und Wirkung heterogener. „Nur das Schema von Ursache und Wirkung ist uns geblieben: wir erkennen dieses als Ursache, jenes als Wirkung, aber gar nichts von der Art und Weise der Kausalität. Und nicht nur findet keine qualitative Aehnlichkeit zwischen der Ursache und der Wirkung statt, sondern auch kein quantitatives Verhältnis: mehr und mehr erscheint die Wirkung beträchtlicher als die Ursache; auch wächst die Wirkung des Reizes nicht nach Maßgabe seiner Steigerung, sondern oft ist es umgekehrt."

Digitized by Google

Bei seinen Erörterungen über die verschiedenen Formen der Kausalität hat SCHOPENHAUER, um nicht Mißverständnisse aufkommen zu lassen, die Frage aufgeworfen, ob bei der mehr und mehr eintretenden Heterogenität, Inkommensurabilität und Unverständlichkeit des Verhältnisses zwischen Ursache und Wirkung etwa auch die durch dasselbe gesetzte Notwendigkeit abgenommen habe. Und mit Recht antwortet er hierauf:

„Keineswegs, nicht im mindesten. So notwendig, wie die rollende Kugel die ruhende in Bewegung setzt, muß auch die Leidener Flasche, bei Berührung mit der anderen Hand, sich entladen — muß auch Arsenik jedes Lebende töten — muß auch das Samenkorn, welches, trocken aufbewahrt, Jahrtausende hindurch keine Veränderung zeigte, sobald es, in den gehörigen Boden gebracht, dem Einfluß der Luft, des Lichtes, der Wärme, der Feuchtigkeit ausgesetzt ist, keimen, wachsen und sich zur Pflanze entwickeln. Die Ursache ist komplizierter, die Wirkung heterogener, aber die Notwendigkeit, mit der sie eintritt, nicht um ein Haar breit geringer."

Da die als Reiz bezeichnete Form der Kausalität im Unterschied zur mechanischen die Lebensprozesse im Organismenreich beherrscht und für sie charakteristisch ist, sei hier noch etwas näher auf sie eingegangen. Wir werden hierbei das Thema etwas weiter fassen, indem wir uns nicht auf die Zelle beschränken, sondern vom Verhalten der Lebewesen gegenüber Reizen im allgemeinen sprechen.

Das Gebiet der Reizerscheinungen ist ein sehr umfangreiches, da es die gesamten Wechselbeziehungen umfaßt, welche zwischen den Organismen und der Außenwelt stattfinden. Denn unzählig sind die von außen auf uns einwirkenden Reizursachen, welche wir später der Uebersichtlichkeit halber in fünf Gruppen besprechen werden. Eine Gruppe umfaßt die thermischen Reize, eine zweite die Einwirkungen des Lichtes, eine dritte die Einwirkungen der Elektrizität, eine vierte die mechanischen Reize und eine fünfte endlich das unerschöpfliche Gebiet der chemischen Reize.

Bei ihrem Studium wird man bald gewahr werden, daß sehr häufig zwischen Reizursache und Reizwirkung eine solche Disproportionalität besteht, daß man ohne vorausgegangene Erfahrung nicht in der Lage ist, die Reizwirkung im voraus für einen bestimmten Fall zu berechnen. Die Disproportionalität erklärt sich aus der komplizierten Natur der lebenden Substanz. Denn in ihr ruft der Reiz, wie schon oben angedeutet wurde, Reihen von Veränderungen hervor, die sich innerhalb des von ihm getroffenen Systems als „innere Ursachen und Wirkungen" in einer für uns nicht unmittelbar wahrnehmbaren und daher unverständlichen Weise abspielen, um schließlich in einer Erscheinung, die wir als die Reizwirkung bezeichnen, für uns erkennbar zu werden. Die Ursache geht also hier nicht unmittelbar, wie es bei den einfachsten und daher am leichtesten faßlichen Verhältnissen der mechanischen Kausalität, z. B. bei dem Aufeinanderstoßen zweier Kugeln der Fall ist, in die Reizwirkung über, sondern erst durch Vermittlung einer mehr oder minder langen Kette von Ursachen und Wirkungen, die sich im zusammengesetzten System als Bindeglieder dazwischen schieben; sie sind es, welche der Reizwirkung den Charakter des Geheimnisvollen und Unverständlichen aufprägen. Denn die erste Ursache wird in der organischen Substanz, welcher man wegen ihres eigentümlichen Verhaltens auch das Prädikat „reizbar" beilegt, gewissermaßen noch vielfach um-

Digitized by Google

gesetzt, ehe sie als Reizwirkung in irgendeiner Form für uns wieder zum Vorschein kommt.

Den ganzen Vorgang können wir uns anschaulich machen, wenn wir die reizbare Substanz mit einem irgendwie zusammengesetzten Maschinenwerk vergleichen.

Ein Mühlrad wird durch das auf seine Schaufeln fallende Wasser bewegt, und aus dem Mahlgang einer Mühle fällt fein zerriebenes Mehl heraus. So oft das Wasser abgestellt wird, hört der Austritt des Mehls auf, kehrt aber wieder, wenn das Wasser auf das Rad fällt. Wir haben hier also offenbar zwei Veränderungen, welche in einem kausalen Zusammenhang miteinander stehen. Auch hier sind Ursache und Wirkung, das auf ein Mühlrad herabfallende Wasser und das aus dem Mahlgang austretende, fein zerriebene Mehl, einander sehr heterogen, in ähnlicher Weise wie es im Organismus gewöhnlich Reiz und Reizeffekt sind. Es schiebt sich eben noch eine ganze Kette von Ursachen und Wirkungen dazwischen, die sich für den Außenstehenden unverständlich im Innern des ihm nicht zugänglichen Mühlwerks vollziehen: die Uebertragung der Bewegung des Wasserrades vermittels seiner Achse auf ein System anderer Räder, welche ihre Bewegung dann wieder in die Bewegung der Mahlsteine umsetzen, der Müllerbursche schließlich, welcher immer neues Korn in den Mahlgang einschüttet.

Die zwischen Reizursache und Wirkung zutage tretende Disproportionalität kann sich in einer doppelten Weise geltend machen: einmal kann ein und derselbe Organismus auf verschiedene Reize immer in der gleichen Weise reagieren, zweitens kann ein und derselbe Reiz, auf verschiedene Organismen angewandt, ganz heterogene Wirkungen hervorrufen.

Auch hier wird ein Vergleich mit komplizierter gebauten mechanischen Kunstwerken oder Maschinen zur Aufklärung des Sachverhaltes noch weiter beitragen. Was die Erklärung des ersten Falls betrifft, so kann in einer Uhr eine Verlangsamung, eine Beschleunigung oder ein Stillstand des Zeigers durch die verschiedenartigsten Umstände veranlaßt werden: dadurch, daß ich mit einer Nadel oder einem anderen passenden Instrument einen Druck gegen ein Rädchen ausübe, oder dadurch, daß ich an das Rädchen Säure bringe, wodurch sich Rost bildet, oder dadurch, daß ich durch lokale, in geeigneter Weise hervorgerufene Erhitzung ein Zähnchen am Rade wegschmelze, oder dadurch, daß sich das Oel, welches die Reibung im Räderwerk verringern soll, eingedickt oder ein festes Körnchen sich zwischen zwei Rädchen eingeklemmt hat etc.

Auf mechanische, thermische, chemische Einflüsse reagiert die Uhr in der für den Zuschauer allein sichtbaren Weise unterschiedslos durch Verlangsamung, Beschleunigung oder Stillstand des Zeigers. Es hängt dies eben mit der eigentümlichen Konstruktion der Uhr zusammen, vermöge deren die verschiedenartigsten Störungen ihres Mechanismus sich jedesmal im Gang des Zeigers äußern: die Qualität der die Störung bewirkenden Ursachen aber bleibt für uns bei äußerlicher Betrachtung verborgen. Sie wird erst offenbar, wenn wir in das Innere eines Uhrgetriebes hineinblicken und so gleichsam die inneren Ursachen der Störung zu ergründen suchen. Aus der Endwirkung allein läßt sich nicht die Art der Ursache erschließen.

Zur Erklärung des zweiten Falls kann die Art und Weise dienen, wie gegen ein und dieselbe Ursache verschieden konstruierte Maschinen reagieren. Ein für die Uhr beschriebener Eingriff, angewandt auf eine

ized by Google

anderen Zwecken dienende komplizierte Maschine, kann auch hier wieder eine Störung des Mechanismus bewirken, die sich aber von der Störung im Gange der Uhr ganz verschieden äußert, in einer Spieldose z. B. durch das Ausfallen einiger Töne.

Jede Maschine reagiert also auf den gleichen Eingriff in ihrer besonderen Weise; auch hier läßt sich aus der Endwirkung die Natur des angewandten Eingriffes, die Qualität der Ursache, nicht erkennen. Entscheidend ist die der Maschine eigentümliche Konstruktion.

In ähnlicher Weise wie verschieden konstruierte Maschinen verhalten sich demselben Reiz gegenüber verschieden reizbare Substanzen; sie reagieren gemäß ihrer besonderen Struktur. Man bezeichnet in der Physiologie die auf einer besonderen Struktur begründete, eigentümliche Wirkungsweise der Organismen, ihrer Organe und ihrer Zellen mit einem Ausdruck, der von Joh. Müller eingeführt ist, als ihre spezifische Energie. Wie eine Uhr auf verschiedene Eingriffe durch den Gang des Zeigers, so antwortet eine Muskelzelle auf jede Art von Reiz durch Zusammenziehung, eine Drüsenzelle durch Sekretion; ein Sehnerv kann nur Licht empfinden, mag er durch Lichtwellen, durch Elektrizität oder Druck gereizt werden etc. In derselben Weise sind auch die Pflanzenzellen, wie Sachs gezeigt hat, mit ihren spezifischen Energien ausgestattet. Ranken und Wurzeln krümmen sich in der ihnen eigenen Weise, gleichgültig, ob sie durch Licht, durch Schwerkraft, durch Druck oder elektrischen Strom gereizt werden. Und ebenso antworten auf die gleiche Reizursache verschiedene Organismen gemäß ihrer spezifischen Struktur in ganz entgegengesetzter Weise, vergleichbar verschiedenartig konstruierten Maschinen, die, obwohl durch dieselbe äußere Kraft der Wärme in Bewegung gesetzt, doch je nach ihrer inneren Konstruktion bald diesen, bald jenen Nutzeffekt liefern.

Wir werden im folgenden sehen, wie manche Protoplasmakörper durch Licht gewissermaßen angezogen, andere abgestoßen werden, und wie sich dasselbe Schauspiel bei dem Studium der Wirkung chemischer Substanzen etc. wiederholt. Man spricht dann von einem positiven und negativen Heliotropismus, einem positiven und negativen Chemotropismus, Galvanotropismus, Geotropismus etc.

Somit können wir zusammenfassend sagen: Die Reizwirkung erhält überall ihr spezifisches Gepräge durch die besondere Struktur der reizbaren Substanz, oder in anderen Worten, die Reizbarkeit ist eine Grundeigenschaft des lebenden Protoplasma, aber sie äußert sich je nach seiner spezifischen Struktur unter dem Einfluß der Außenwelt in spezifichen Energien und Reizwirkungen.

Denselben Gedankengang hat Claude Bernard (I 1885) in folgender Weise ausgedrückt: „La sensibilité, considérée comme propriété du système nerveux, n'a rien d'essentiel ou de spécifiquement distinct; c'est l'irritabilité spéciale au nerf, comme la propriété de contraction est l'irritabilité spéciale au muscle, comme la propriété de sécrétion est l'irritabilité spéciale à l'élément glandulaire. Ainsi, ces propriétés sur lesquelles on fondait la distinction des plantes et animaux ne touchent pas à leur vie même, mais seulement aux mécanismes par lesquels cette vie s'exerce. Au fond tous ces mécanismes sont soumis à une condition générale et commune, l'irritabilité."

Digitized by Google

Um unser wichtiges Thema von der Disproportionalität zwischen Reizursache und Wirkung noch erschöpfender zu behandeln, sei jetzt auch darauf hingewiesen, wie infolge der Kausalverkettung innerer Ursachen und Wirkungen in der reizbaren Substanz der Zusammenhang zwischen erster Reizursache und ihrer Endwirkung nach Zeit und Raum in der verschiedensten Weise modifiziert werden kann.

So ruft in manchen Fällen ein stärkerer Reiz von kürzerer Dauer an der reizbaren Substanz Veränderungen hervor, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken und in Wirkungen nach außen hervortreten. Durch die Struktur der reizbaren Substanz ist hier ein Verhältnis geschaffen, welches uns auch wieder durch Vergleich mit mechanischen Konstruktionen, z. B. mit einer Uhr, verständlich wird. Das in wenigen Sekunden beendete Aufziehen einer Uhr ist die äußere Ursache für ihren Gang, der Stunden, Tage oder selbst Wochen dauert; die nach außen hervortretende Wirkung ist die gleichmäßige Bewegung des Zeigers. Mit der Konstruktion der Uhr hängt es zusammen, daß die durch das Aufziehen der Uhr gegebene Ursache sich erst in einem längeren Zeitraum als Wirkung ganz freimachen kann. Denn infolge der Konstruktion kann die der Feder erteilte Spannkraft sich erst dadurch, daß sie das den Zeiger treibende Räderwerk in Bewegung setzt, allmählich erschöpfen. In der Sprache der Physik würden wir sagen, die in der Ursache enthaltene, d. h. die beim Aufziehen der Uhr verbrauchte lebendige Kraft ist in der Zeit von Sekunden in Spannkraft umgewandelt worden, die gemäß der Konstruktion der Uhr erst in längerer Zeit wieder in lebendige Kraft übergehen kann.

Bei den Reizerscheinungen läßt sich ferner nicht selten beobachten, daß zwischen dem einwirkenden Reiz und dem Auftreten der Wirkung eine längere Pause liegt, die durch die inneren, der Wahrnehmung entzogenen Umsetzungen in Anspruch genommen wird. Hier spricht man dann in der Physiologie von Reiznachwirkungen und bezeichnet damit ein Gebiet, auf welchem gewöhnlich die Kausalität für uns am meisten in ein geheimnisvolles Dunkel eingehüllt ist.

Wie zeitlich, so können auch räumlich Reizursache und Wirkung weit auseinanderfallen, d. h. der Reiz trifft nur eine kleine Stelle der reizbaren Substanz, kommt aber an dieser Stelle selbst nicht zur sichtbaren Wirkung, sondern an einem unter Umständen weit abgelegenen Ort. So tritt z. B. der auf einen motorischen Nerven an seiner Austrittsstelle aus dem Rückenmark ausgeübte Reiz als Wirkung in der Kontraktion eines mehr oder minder weit abgelegenen Muskels in die Erscheinung. Hier findet also eine Reizfortpflanzung oder Reizleitung statt; es schiebt sich zwischen die Eintrittsstelle des Reizes und den Ort der sichtbar werdenden Wirkung reizbare Substanz, in welcher durch eine Kette innerer Ursachen der Reiz umgesetzt und von dem Ort des Eintritts zum Ort der zutage tretenden Reizwirkung fortgepflanzt wird. Die Reizleitung erfolgt im allgemeinen rascher im tierischen Körper, als im pflanzlichen Protoplasma. Für die Nerven des Menschen beträgt sie z. B. 34 m in der Sekunde.

Man stellt sich vor, daß die reizbare Substanz ein im labilen Gleichgewicht befindliches System materieller, mit hohen Spannkräften ausgerüsteter Teilchen ist. In einem solchen System genügt ein geringer Anstoß eines Teilchens, um auch alle anderen Teilchen mit in Bewegung zu versetzen, indem das eine auf das andere seine Bewegung überträgt. Daraus erklärt sich noch eine letzte Form der Disproportionalität, die

Digitized by Google

zwischen Reizursache und Wirkung häufig stattfindet. Ein kleiner Reiz hat eine ihm gar nicht entsprechende, außerordentlich große Reizwirkung zur Folge, gleichwie ein durch einen Funken entzündetes Pulverkörnchen eine gewaltige Pulvermasse zur Explosion bringen kann. Namentlich ist dies bei fast allen Wirkungen der Fall, die durch Reizung von Nerven hervorgerufen werden.

Ein kontrahierter Muskel, der ein schweres Gewicht hebt, führt eine Kraftleistung aus, welche unendlich die Kraft übertrifft, die bei der Reizung des Nerven wirkte, welche die Muskelkontraktion hervorrief. Und dasselbe ist der Fall, wenn sich plötzlich ein reichlicher Strom von Sekret mit seinen chemisch wirksamen Substanzen aus dem Ausführungsgang einer Drüse infolge Reizung ihres Nerven ergießt. In beiden Fällen erklärt sich die Disproportionalität zwischen Reiz und Wirkung daraus, daß der Reiz nur ein Glied in der Kette von vielen Ursachen ist, welche in der reizbaren Substanz das Zustandekommen des Reizeffektes bewirkt haben, und zwar ist es das letzte Glied in der Kette, das noch zum plötzlichen Eintritt der Wirkung erforderlich war. Wegen dieser besonderen Stellung in dem Ablauf der ganzen kausalen Verkettung wird die letzte Ursache auch als die auslösende bezeichnet, im Unterschied zu den übrigen Ursachen, welche das Ereignis oft von langer Hand her vorbereiteten. So sind bei der Muskelfaser die vorbereitenden Ursachen die durch den Blutstrom unterhaltenen Ernährungsprozesse, durch welche die bei vorausgegangenen Kontraktionen verbrauchten Stoffteile wieder ersetzt worden sind; bei der Drüse war die Sekretion schon vorbereitet durch Aufnahme von Stoffen, welche in den Drüsenzellen zu spezifischem Sekret verarbeitet und für spätere Verwendung aufgespeichert worden waren.

Für den Muskel und für die Drüse spielt der dem Nerven mitgeteilte Reiz eine gleiche Rolle wie die Oeffnung des Ventils bei einer geheizten Lokomotive. In dieser ist ihre besondere Art zu wirken durch ihre Konstruktion bestimmt; die zur Ausführung von Leistungen erforderliche Kraft ist auch vorhanden, wenn durch Einfuhr und Entzündung von Heizmaterial das in den Kessel gefüllte Wasser zum Kochen erhitzt und zum Teil in Dampf mit hoher Spannung verwandelt worden ist. Obwohl so alles für die Bewegung der Lokomotive vorbereitet ist, tritt sie dennoch nicht ein, solange das Ventil, das den Dampf aus dem Kessel zu dem Räderwerk leitet, geschlossen bleibt. Ein schwacher Druck auf das Ventil wird erst die letzte oder die auslösende Ursache, um eine große, in der Einrichtung der Lokomotive schon vorbereitete Wirkung zu entfalten.

Die Bedeutung der vielen Ursachen.

In der vorausgegangenen Darstellung wurde häufig von mehreren Ursachen gesprochen, die für das Zustandekommen einer Veränderung notwendig sind. Indem ich dies zum Schluß noch einmal besonders hervorhebe, will ich dadurch einer mißbräuchlichen Auffassung entgegentreten, die man nicht selten mit dem Begriff der Ursache verbindet. So ist man oft bestrebt, eine Veränderung als nur durch eine einzige Ursache veranlaßt darzustellen. Besonders häufig wird dieser Irrtum in der Biologie und zumal in der Entwicklungslehre begangen.

Digitized by Google

Weil die Organismen wegen ihres zusammengesetzten Baues die Hauptfaktoren enthalten, von deren Aufeinanderwirken das Eigentümliche einer an ihnen eintretenden Veränderung abhängt, pflegt man gern zu übersehen, daß bei jeder Veränderung auch noch andere, von außen kommende Ursachen mitwirken, oder man liebt es, wenn man sie nicht übersieht, sie als etwas Nebensächliches hinzustellen. Man bezeichnet die inneren Faktoren als die „eigentlichen Ursachen", als ob es eine uneigentliche Ursache überhaupt geben könne, die äußeren Ursachen dagegen als Bedingungen oder Reize, und glaubt, sich dadurch mit ihnen abgefunden zu haben. Man übersieht hierbei, daß doch die Bedingungen, sowie sie eintreten, somit auf den Organismus einwirken, selbst ursächlich werden, daher „äußere Ursachen" sind, und daß der Begriff Reiz nur ein besonderer Name für eine besondere Form der Kausalität ist.

Von den eine Veränderung bewirkenden Ursachen sind im Grunde genommen alle gleich notwendig; denn beim Versagen einer Ursache kann entweder die Veränderung, auch wenn sonst alles für sie vorbereitet ist, nicht eintreten, wie die Explosion von Pulver, wenn der zündende Funken ausbleibt, oder sie erfolgt in anderer Weise, als es bei Mitwirkung der ausgebliebenen Ursache geschehen sein würde. Damit eine Lokomotive sich fortbewegt, ist die Beschaffung und Verbrennung von Heizmaterial, die Füllung des Kessels mit Wasser, die Oeffnung des Ventils zur Ueberleitung des Dampfes auf das Räderwerk etc. ebenso notwendig, wie ihre zweckentsprechende Konstruktion.

Ebenso wahr wie treffend bemerkt LOTZE: „Zu jeder Wirkung ist eine Mehrheit von Ursachen nötig." „Nach dem bestimmtesten Sprachgebrauch ist Ursache nie etwas anderes als ein wirkliches Ding, dessen Eigenschaften, wenn sie mit den Eigenschaften eines anderen ebenso wirklich vorhandenen Dinges in eine bestimmte Beziehung treten, mit diesen zusammengenommen den vollständigen Grund darstellen, aus dem eine Folge hervorgeht, die hier, wegen der Wirklichkeit der Prämissen, ebenfalls ein wirkliches Ereignis, eine Ursache ist." — „Niemals kann es eine einzige Ursache einer Wirkung geben; denn wo beide Prämissen in einem Ding vereinigt wären, könnte es kein Hindernis mehr geben, um dessentwillen die Folge zu entstehen zögerte, und so würde unverweilt alles zu einer ruhenden Eigenschaft zusammensinken."

Es ist daher ebenso irreleitend als falsch, wenn man von der Entwicklung des Eies, wie es nicht selten geschieht, als von einer Selbstdifferenzierung redet, und dadurch leicht die Vorstellung erweckt, daß das Ei alle Ursachen zu seiner Entwicklung in sich vereinigt.

Allerdings ist nichts leichter, als durch dialektische Kunstgriffe, deren man sich bei der Darstellung kausaler Verhältnisse bedienen kann, jemanden zu veranlassen, aus einem Ursachenkomplex nur eine Ursache für eine eingetretene Veränderung anzugeben, wie es im gewöhnlichen Leben so häufig geschieht. Ich habe dies Verhältnis schon einmal bei anderer Gelegenheit durch ein Beispiel anschaulich gemacht, dessen ich mich auch hier wieder bediene:

Wir lassen vier befruchtete Eier von Rana fusca sich gleichzeitig bei vier verschiedenen Temperaturen entwickeln, das eine bei -1° C, das zweite bei $+5^\circ$, das dritte bei $+15^\circ$ und das vierte bei $+25^\circ$. Vergleichen wir am 3. Tage die vier Eier, so ist das erste noch ungeteilt, das zweite hat sich ungefähr bis zur Keimblase entwickelt, das dritte zeigt schon die Medullarwülste deutlich hervortretend, das

Digitized by Google

vierte ist schon ein Embryo, an welchem die Achsenorgane, Medullarrohr, Chorda, Ursegmente gebildet sind und das Kopfende sich vom Rumpfteil absetzt. Somit sind aus den vier befruchteten Eiern, die gleichzeitig während dreier verschiedener Tage in Entwicklung begriffen sind, vier ganz verschiedene Entwicklungsprodukte hervorgegangen, die allerdings für den Kenner der Froschentwicklung zueinander in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen. Denn sie sind Stufen eines Entwicklungsprozesses, die der Reihe nach durchlaufen werden müssen und nur bei unserem Experiment infolge der ungleichen Erwärmung mit ungleicher Geschwindigkeit von den einzelnen Eiern durchlaufen worden sind. Worin ist nun „die eigentliche Ursache" (causa efficiens) dafür zu suchen, daß aus den vier Froscheiern in jedem einzelnen Falle etwas anderes geworden ist? Wie ich die Sache dargestellt habe, wird niemand um die Antwort verlegen sein, und die Antwort wird ohne Zaudern lauten, daß die ungleiche Wärmezufuhr die causa efficiens ist, welche für die ungleiche Entwicklung der vier Froscheier verantwortlich zu machen ist und sie erklärt.

Als zweites Beispiel nehmen wir zwei befruchtete Froscheier und zwei frisch abgelegte Hühnereier und setzen von jeder Art eines einer Temperatur von 15° C und je eines einer Temperatur von 38° C aus. Wenn wir jetzt nach 3 Tagen zusehen, so hat bei der ersten Versuchsbedingung das Froschei sich bis zu dem Hervortreten der Medullarwülste entwickelt, das Hühnerei ist unverändert geblieben, im zweiten Fall dagegen hat sich das Hühnerei schon zu einem kleinen Embryo mit pulsierendem Herz umgewandelt, während das Froschei zwar in Zellen zerlegt, aber abgestorben ist und Zerfallserscheinungen zeigt. Suchen wir auch bei diesem Experiment die Ursache dafür zu ergründen, daß die unter denselben Bedingungen befindlichen Eier sich so ungleich entwickelt haben, daß das Froschei einen Embryo liefert, wo das Hühnerei unentwickelt bleibt und umgekehrt, so wird auch jetzt niemand mit der Erklärung zaudern: die „eigentliche Ursache" ist in der verschiedenen Organisation oder in der Anlage der beiden Eier zu suchen.

Aus den für die zwei Beispiele gegebenen, verschiedenartigen Erklärungen läßt sich leicht ein Widerspruch, wenigstens dem Anschein nach, herauskonstruieren. Man könnte uns vorhalten, daß wir dafür, daß das befruchtete, in einer Temperatur von 15° C befindliche Froschei sich in 3 Tagen zu einem Embryo mit Medullarwülsten entwickelt hat, einmal die Erwärmung auf 15° C, das andere Mal dagegen die Organisation der Eizelle als die „causa efficiens" angegeben haben, das eine Mal also einen äußeren, das andere Mal einen inneren Grund; man könnte uns weiterhin fragen, welche von den beiden Ursachen nun die „wirkliche Ursache" sei. Auf diese Weise können sich zwei Disputanten, je nach der Art und Weise, wie sie den Vergleich einrichten und die Frage formulieren, bald den äußeren, bald den inneren Grund als den eigentlichen Grund des Geschehens entgegenhalten, hier die Temperatur, dort die Organisation der Eizellen.

Der hierin liegende Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer und leicht zu lösender. Da jeder Entwicklungsprozeß seinem Wesen nach, wie oben schon angeführt wurde, auf inneren und äußeren, gleich notwendigen Ursachen beruht, so hat jede Veränderung, die an einer Anlage eintritt, stets in beiden ihren Grund und ist aus beiden zu erklären. Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprozesses ist es daher ebenso falsch,

wenn ich die Ursache in das Ei, als wenn ich sie außerhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht. Anders liegt die Sache, wenn ich im konkreten, der Beurteilung vorliegenden Falle den einen oder den anderen Grund als eine für die Urteilsbildung nicht erforderliche Größe beiseite setzen kann. Die inneren Ursachen kommen nicht in Betracht, wenn ich den Grund für die Verschiedenheiten der bei ungleichen Temperaturen ungleich entwickelten Froscheier wissen will; denn ich mache hier mit Recht die auf anderen Erfahrungen beruhende Voraussetzung, daß die zum Versuch benutzten Froscheier ein gleichartiges Material mit durchaus gleichen Anfangseigenschaften ausmachen, und daß sie sich daher bei gleicher Temperatur auch gleich entwickelt haben würden. Folglich können die später zur Erscheinung kommenden Verschiedenheiten nur durch die ungleiche Erwärmung in die Eier hineingetragen sein.

Und umgekehrt kann ich in dem Experiment, in welchem Frosch- und Hühnereier bei gleicher Temperatur gezüchtet wurden, bei den sich zeigenden Verschiedenheiten den äußeren Grund unberücksichtigt lassen, weil die Versuchsbedingungen genau die gleichen sind: der Erklärungsgrund ist dann allein im Ei zu suchen.

Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismus, zwischen Mechanischem und Organischem.

Bei unserer Erklärung der Reizwirkungen haben wir zur Veranschaulichung häufig auf die Vorgänge verwiesen, wie sie in komplizierter gebauten Maschinen und mechanischen Kunstwerken (in einer Dampfmaschine, einem Mühlwerk, einer Uhr oder Spieldose) ablaufen. Da liegt es ziemlich nahe, sich die Frage vorzulegen, aus welchem Grunde man nicht auch bei der Maschine von Reiz, Reizwirkung und Reizbarkeit spricht.

In der Tat denkt man so wenig an eine derartige Gebrauchsweise der genannten Worte, sowohl im gewöhnlichen Leben als in der Wissenschaft, daß man, wo es geschähe, es sehr auffällig empfinden würde. Schopenhauer nennt ja geradezu den Reiz als die das organische Leben beherrschende Form der Kausalität, und auch Sachs definiert in diesem Sinne ganz mit Recht das Wort Reizbarkeit „als die nur den lebenden Organismen eigentümliche Art, auf Einwirkungen, welche sie treffen, zu reagieren“.

Es muß dies doch wohl darin seinen Grund haben, daß zwischen der Konstruktion einer Maschine und den durch sie ermöglichten Wirkungsweisen einerseits und der Organisation der lebenden Substanz und den durch sie ermöglichten Prozessen andererseits noch ein wesentlicher Unterschied besteht. Denselben hier in das rechte Licht zu setzen, scheint uns um so notwendiger, als in unseren Tagen ja mehrfach das Bestreben zutage tritt, den Organismus als ein Maschinenwesen zu verstehen und das Organische als ein Mechanisches aus den einfachen Grundprinzipien der Mechanik zu erklären. Es soll aber jeder Anschein vermieden werden, als ob durch unsere Vergleiche mit Maschinen einer derartigen Auffassung gehuldigt würde, und soll im Gegenteil, wenn auch nur kurz und im allgemeinen, gezeigt werden, daß sehr wesentliche Unterschiede zwischen einem Organismus und einem Maschinenwesen bestehen.

Digitized by Google

Eine Maschine kann nur *eine* oder höchstens wenige bestimmte Verrichtungen in einer Weise ausführen, die unabänderlich in ihrer bestimmten Konstruktion festgelegt ist. Ihre einzelnen Konstruktionsteile können sich nicht selbsttätig auswechseln, neue Kombinationen eingehen und sich für verschiedene Verrichtungen, wechselnden Verhältnissen entsprechend, einstellen. Die Maschine kann daher nicht auf beliebige äußere Eingriffe in einer zweckentsprechenden, vielseitigen Weise reagieren. Der Organismus dagegen ist kraft seines Baues hierzu imstande: wie denn schon die einfache Zelle als das Urbild eines Organismus gegen Wärme und Licht, sowie gegen alle Arten mechanischer und chemischer Einflüsse irritabel ist und durch sie zu den mannigfachsten Lebensäußerungen veranlaßt wird. *In der Maschine entwickelt sich ein in ganz bestimmter Richtung gebundenes, im Organismus ein außerordentlich freies, vielseitiges Spiel der Kräfte.*

Der Unterschied läßt sich durch einen Vergleich anschaulicher machen. Maschinenwesen und Organismus verhalten sich wie eine für viele Melodien eingerichtete *Spieldose* und der lebendige, menschliche *Kehlkopf* mit dem zugehörigen Lungengebläse nebst Nerven- und Muskelapparat. Beide können viele Lieder hervorbringen, aber in wie grundverschiedener Weise! Bei der Spieldose ist je nach ihrer Konstruktion für jede Melodie entweder eine besondere, mit Stiften versehene Walze oder eine Scheibe mit Einschnitten erforderlich. Bei jeder Melodie muß jedesmal eine Walze oder Scheibe besonders eingestellt werden. Der Kehlkopf dagegen zeigt keine, für bestimmte Melodieen fest vorgebildete Einrichtungen; er erzeugt die Töne willkürlich durch verschiedenartige, unter der Herrschaft von Willensimpulsen erfolgende Erschlaffung und Anspannung der Stimmbänder, wobei durch die Stimmritze die Luft bald stärker, bald schwächer in ebenfalls vielfach variierter Weise hindurch gepreßt wird. Beherrscht vom Nervenapparat, vermag er die Töne in jeder beliebigen Kombination zu Melodien zu verbinden, was die Spieldose nicht kann, da in ihr die den Ton erzeugenden Stiftchen für jedes Lied immer in einer festen Anordnung gegeben sind. Der Sänger kann den Ton bald leise, bald stark singen, er kann Tempo und Rhythmus ändern und überhaupt Effekte durch die verschiedenartigsten Kunstmittel erzielen, durch welche in eine Melodie, wie man sich ausdrückt, erst Seele hineingelegt wird. Die Spieldose verfügt nicht frei über die Mittel zur Hervorbringung, Kombination und Modulation der Töne, über Rhythmus, Stärke und Ausdruck der Melodie, wie es einzig und allein nur der Organismus vermag.

Hierzu kommt ein *zweiter Unterschied*. Wenn durch einen Reiz der Organismus eine Veränderung erfahren, eine Drüse zum Beispiel das in ihr zur Abscheidung vorbereitete Sekret abgesondert hat, oder der Muskel durch längere Tätigkeit in seiner Struktur alteriert und ermüdet ist, so trägt er in sich das Vermögen, nach einiger Zeit der Ruhe wieder in seinen ursprünglichen Zustand zurückzukehren, so daß nun derselbe äußere Reiz wieder eine zu gleicher Veränderung fähige Substanz vorfindet. Die Drüse speichert wieder Sekret in sich auf, der vom Blut durchströmte Muskel erholt sich wieder von seiner Ermüdung und ist so imstande, wieder genau dieselben Leistungen wie früher hervorzubringen. Eine Maschine dagegen besitzt nicht in ihrer Konstruktion die Mittel, schadhaft gewordene Konstruktionsteile auszuschalten und gegen neue einzuwechseln, sie, wenn es nötig ist, mit Oel zu

Digitized by Google

schmieren, Staub und andere Schädichkeiten zu entfernen, die als Betriebskraft verwendbaren chemischen Stoffe nach Erfordernis von außen selbsttätig zu beziehen und an die geeigneten Verbrauchsstellen zu befördern. Die Maschine braucht daher einen Menschen als Betriebsleiter, der sie mit allem, was sie sich nicht beschaffen kann, versorgt.

Wenn schon in allen diesen Beziehungen ein ungeheurer Gegensatz im Wesen der Maschine und des Organismus besteht, so wird er doch noch erheblich vergrößert durch einen dritten Unterschied, der im Vermögen des Zellorganismus gegeben ist, sich in zwei oder mehr Tochterorganismen durch Fortpflanzung zu vermehren. Zunächst wenigstens ist es nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen eine ungeheuerliche Vorstellung, eine Maschine zu konstruieren, die durch Vervielfältigung ihrer Maschinenteile imstande sein könnte, sich in zwei Maschinen zu teilen.

Aus allen diesen Gründen bezeichnet man mit richtigem Takt auch die vollkommenste und in Tätigkeit gesetzte Maschine doch nie als ein lebendiges Wesen, sondern reserviert die Eigenschaft des Lebens nur dem Organismus; und deswegen spricht man auch nur beim Organismus von Reizbarkeit, von Reizursachen und Reizwirkungen. Deswegen ist es aber auch ein ganz verfehltes Bestreben, sich einzubilden, nach den Prinzipien der Mechanik einen Organismus begreifen zu können.

In einer Maschine lassen sich in der Tat die auf ihrer Konstruktion beruhenden Wirkungen aus den im Zusammenhang erfolgenden Bewegungen von Walzen, Rädern, Hebeln und anderen Konstruktionsteilen nach einfach mechanischen Prinzipien erklären und berechnen. Im Organismus dagegen beruhen seine Wirkungen vorzugsweise auf den chemischen Prozessen seiner außerordentlich zahlreichen und verschiedenartigen chemischen Bestandteile, gehören also dem Gebiet der Chemie an, das zurzeit weit entfernt ist, einen Bestandteil der Mechanik auszumachen. Während in der Maschine die Wirkungen durch die Konstruktion der fest verbundenen Teile, die sich nicht gegeneinander selbständig auswechseln können, unabänderlich festgelegt sind, können in einem Organismus, weil in ihm chemische Kräfte die Herrschaft führen, die Strukturteile seines Baues sich verändern in mannigfacher Weise; es können sich unter den zahlreichen organischen Stoffen einzelne durch wechselnde Wahlverwandtschaften ohne Zerstörung des Organismus umsetzen. So kann sich auf der prinzipiell verschiedenen Grundlage das freiere Spiel der Kräfte entfalten, welches allem Maschinenwesen durchaus fremd ist.

„Nur das Leben besitzt eine systematisierte Verwendung chemischer Prozesse und unterscheidet sich dadurch auch nach anderer Seite hin von allen bisherigen Hervorbringungen unserer menschlichen Technik“ (Lotze).

Digitized by Google

SIEBENTES KAPITEL.

IIIb. Untersuchung der einzelnen Reizarten.

Ob ein Protoplasmakörper reizbar ist und auf Veränderungen seiner Umgebung reagiert, sind wir gewöhnlich nicht imstande, gleich zu erkennen. Die meisten Reizwirkungen bleiben uns verborgen oder werden uns erst nach Ablauf einer längeren Zeit wahrnehmbar, z. B. solche, die in chemischen Vorgängen bestehen und entweder zur Absonderung neugebildeter Sekrete oder zur Differenzierung organisierter Produkte oder zur Vermehrung der Zelle durch Teilung führen. Am deutlichsten und am raschesten sichtbar wird uns die Reaktion in den Fällen, in denen das Protoplasma durch auffällige Veränderungen seiner Form oder durch Bewegungen den Reiz beantwortet. Aber wie schon hervorgehoben wurde, ist dies nur ein beschränktes, kleines Gebiet der Reizwirkung, wenn auch für den Forscher das wichtigste, weil hier die Untersuchung angreifen kann. Infolgedessen werden wir denn auch im folgenden hauptsächlich zu untersuchen haben, wie das Protoplasma auf die oben (p. 146) angeführten 5 Gruppen von Reizursachen durch Bewegungen antwortet. Dieser Umstand hat mich auch veranlaßt, bei der Besprechung der Lebenseigenschaften der Elementarorganismen die Kontraktilität vor der Reizbarkeit zu betrachten.

Am frühesten und eingehendsten haben sich die Botaniker mit dem Studium der Bewegungen beschäftigt, mit welchen die pflanzliche Zelle auf die verschiedenen Reizarten antwortet. Sie haben auch die auf diesem Gebiete herrschende wissenschaftliche Terminologie gebildet; sie bezeichnen gewöhnlich die Bewegungen, je nachdem sie an festsitzenden oder an freibeweglichen Pflanzenzellen hervorgerufen werden, als tropistische und taktische oder als Tropismus und Taxis. Es lassen sich dann weiter so viele Arten von Tropismus und Taxis unterscheiden, als es verschiedene Reizqualitäten gibt, wie Licht, Temperatur, Schwerkraft, galvanischen Strom, chemische Substanzen und so weiter, und sie lassen sich in der wissenschaftlichen Nomenklatur mit einem einzigen Wort in der Weise kurz ausdrücken, daß man ein die Reizart charakterisierendes Wort mit den Worten Tropismus und Taxis verbindet. In dieser Weise bezeichnet man dann die durch Lichtreize hervorgerufene Bewegung festsitzender oder freibeweglicher Organismen als Heliotropismus und Heliotaxis oder gebraucht dafür die synonymen Bezeichnungen Phototropismus und Phototaxis. Dementsprechend sind zur Bezeichnung chemischer, thermischer, galvanischer Reizbewegungen etc. die Worte Chemotropismus und Chemotaxis, Thermotropismus und Thermotaxis, Galvanotropismus und Galvanotaxis und noch manche andere Termini technici gebildet worden.

Digitized by Google

In der tierischen Biologie ist es vielleicht überflüssig, eine besondere Unterscheidung zwischen Tropismus und Taxis zu machen. PFEFFER selbst, der das Wort Taxis eingeführt hat, bemerkt in seinem Handbuch der Physiologie (I 1904 p. 547), „daß es naturgemäß keine scharfe Grenze zwischen Tropismus und Taxis gibt und daß es für das Wesen dieser Reizvorgänge gleichgültig ist, ob man die Unterscheidung von Tropismus und Taxis akzeptiert oder verwirft“. „Der Mensch“, bemerkt er beispielsweise, „führt eine phototropische oder phototaktische Bewegung aus, je nachdem er nach der Lichtquelle hinwandert oder, ohne den Platz zu verlassen, sich nach dem Lichte hinbeugt.“ PFEFFER hat daher selbst auch in seinem Handbuch der Physiologie das Wort „Tropismus“ wie er hervorhebt, häufig in genereller Bedeutung gebraucht, was auch von uns in den folgenden Abschnitten zuweilen geschehen wird.

Das Studium der Reizarten ist nicht nur ein sehr ausgedehntes, sondern auch ein schwieriges und besonders interessantes Forschungsgebiet. Die Wirkung der Reize ist ein recht verwickeltes Phänomen. Denn wenn Reize in verschiedener, allmählich steigender Stärke auf die Zelle einwirken, so konnten bei ihrem Studium von PFEFFER und anderen Forschern ähnliche Beziehungen nachgewiesen werden, wie sie für die Sinneswahrnehmungen des Menschen durch das WEBER-FECHNERsche Gesetz festgestellt worden sind. „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung oder die Reaktion in arithmetischer Progression“, oder wie man auch sagen kann: „proportional dem Logarithmus des Reizes“. Durch einen vorausgegangenen Reiz wird die Empfindlichkeit für einen bald nachfolgenden abgestumpft. Besonders ist dies der Fall, wenn sich eine Zelle unter der Wirkung eines Reizes in bestimmter Stärke, z. B. von Wärme, Licht, chemischen Agentien etc. längere Zeit befindet. Es wird hierdurch ihre Stimmung gegenüber dem Reize verändert. Damit jetzt dasselbe Agens als neuer Reiz empfunden werden kann, muß seine Intensität einen absolut größeren Zuwachs als bei der vorausgegangenen Reizung erfahren haben. Denn es ist nach der Ausdrucksweise von HERBART der Schwellenwert des Reizes ein absolut größerer geworden. Unter Schwellenwert aber versteht man eine gewisse untere Grenze, welche die Stärke eines Reizes überschreiten muß, um überhaupt Empfindung hervorrufen zu können.

Durch Beispiele wird im folgenden das WEBER-FECHNERsche Gesetz noch besser, als es eine allgemeine Formulierung vermag, dem Verständnis näher gebracht werden.

I. Thermische Reize.

a) Bei gleichmäßiger Einwirkung auf die Zellen.

Eine der wesentlichsten Bedingungen für die Lebenstätigkeit des Protoplasma ist die Temperatur der Umgebung. Es gibt eine obere und eine untere Grenze derselben, deren Ueberschreitung in allen Fällen den sofortigen Tod des Protoplasma zur Folge hat. Die Grenze ist allerdings nicht immer ein und dieselbe für alle Protoplasmakörper. Einige vermögen besser als andere extremere Temperaturgrade zu vertragen.

Das Maximum der Wärme bewegt sich gewöhnlich für tierische und pflanzliche Zellen um 40° C herum. Schon eine Einwirkung von wenigen Minuten genügt, um im Protoplasma Verquellungen und Gerinnungen und dadurch eine Zerstörung der reizbaren Struktur und des

Digitized by Google

Lebens überhaupt hervorzurufen. Amöben, in Wasser von 40° C gebracht, sterben sofort ab, indem sie ihre Pseudopodien einziehen und „sich in eine kugelförmige, scharf und doppelt konturierte Blase umwandeln, welche einen großen, trüben in durchfallendem Licht bräunlich aussehenden Klumpen einschließt" (KÜHNE VII 1864). Die gleiche Temperatur hat, wie man sich kurz ausdrückt, den „Wärmetod" bei Aethalium septicum unter eintretender Koagulation zur Folge. Für Actinophrys dagegen liegt die Grenze, wo augenblicklicher Tod eintritt, bei 45° und für Zellen von Tradescantia und Vallisneria erst bei 47—48° C (MAX SCHULTZE I 1863).

Auf viel höhere Temperaturen ist das Protoplasma bei einzelnen Organismen angepaßt, die in heißen Quellen vegetieren. Im Karlsbader Sprudel fand COHN Leptothrix und Oscillarien bei 53° C, und EHRENBERG beobachtete ebenso Algenfilze in warmen Quellen von Ischia. Aber auch damit ist die oberste Temperaturgrenze, bei welcher sich lebende Substanz eine Zeitlang zu erhalten vermag, noch nicht erreicht. Denn endogene Sporen von Bacillen, welche außerordentlich derbe Hüllen besitzen, bleiben keimfähig, wenn sie vorübergehend in Flüssigkeit auf 100° erhitzt werden; manche ertragen 105°—130° (DE BARY VII 1885, p. 41). Trockene Hitze von 140° vernichtet mit Sicherheit alles Leben erst bei dreistündiger Einwirkung.

Viel schwieriger als die obere ist die untere Temperaturgrenze, durch welche unmittelbar der „Kältetod" herbeigeführt wird, zu bestimmen. Im allgemeinen wirken Temperaturen unter 0° weniger schädlich auf das Protoplasma ein als hohe Temperaturen. Bei Echinodermeneiern, die sich in den Vorstadien zur Teilung befinden, wird zwar der Teilungsprozeß momentan unterbrochen, wenn sie in eine Kältemischung von —2 bis —3° C gebracht werden (HERTWIG VII 1890), er spielt sich aber in normaler Weise weiter ab, wenn man nach viertelstündiger Dauer der Abkühlung die Eier langsam wieder erwärmt. Ja selbst bei zweistündiger Abkühlung erfährt ein großer Teil der Eier keine andauernde Schädigung. Pflanzenzellen können gefrieren, so daß sich Eiskristalle im Zellsaft bilden, und zeigen, wenn sie allmählich aufgetaut werden, wieder das Phänomen der Protoplasmaströmung (KÜHNE VII 1864).

Durch das plötzliche Gefrieren treten im Protoplasma von Pflanzenzellen erhebliche Formveränderungen ein, werden aber beim Auftauen wieder rückgängig gemacht. Als KÜHNE (VII 1864) Tradescantiazellen in einer Kältemischung von —14° C etwas länger als 5 Minuten gefrieren ließ, fand er bei Untersuchung im Wassertropfen an Stelle des normalen Protoplasmanetzes eine große Zahl gesonderter, runder Tropfen und Klümpchen. Diese begannen aber schon nach wenigen Sekunden eine lebhafte Bewegung zu zeigen, nach einigen Minuten sich zu verbinden und bald wieder in ein Netzwerk mit lebhafter Strömung überzugehen. Einen zweiten Versuch beschreibt KÜHNE in folgender Weise: „Legt man ein Präparat mit Tradescantiazellen mindestens während einer Stunde in einen mit Eis auf 0° abgekühlten Raum, so zeigt ihr Protoplasma bereits eine Neigung zum Zerfallen in einzelne Tröpfchen. Wo noch ein Netzwerk existiert, ist es aus außerordentlich feinen Fäden gebildet, die nur stellenweise mit größeren Kugeln und Tropfen besetzt sind. Viele freie Kugeln befinden sich unabhängig davon in der Zellflüssigkeit, wo sie unter lebhaften, zuckenden Bewegungen, ohne ergiebige Ortsbewegungen zu machen, sich um ihre Achse drehen. Wenige Minuten später vereinigen sich jedoch diese freien Kugeln mit

den feinen Fäden oder verschmelzen mit anderen daran hängenden Kugeln, bis das Bild des fließenden Protoplasmanetzes völlig wiederhergestellt ist."

Bei den Pflanzen ist im allgemeinen die Widerstandskraft gegen Kälte um so größer, je wasserärmer die Zellen sind: lufttrockene Samen und Winterknospen, deren Zellen fast rein protoplasmatisch sind, können sehr hohe Kältegrade ertragen, während junge Blätter mit ihren saftigen Zellen schon bei Nachtfrösten absterben. Doch auch die verschiedene spezifische Organisation der einzelnen Pflanzen, resp. ihrer Zellen, bedingt eine sehr ungleiche Widerstandskraft gegen Kälte, wie die tägliche Erfahrung lehrt (Sachs I 1865).

Mikroorganismen können außerordentlich hohe Kältegrade aushalten. Wie Frisch fand, wird die Entwicklungsfähigkeit von Bacillus anthracis sowohl von Sporen als auch von vegetativen Zellen nicht beeinträchtigt, wenn sie bei —100° C in Flüssigkeit eingefroren und nachher wieder aufgetaut werden. Manche Bakterien vertragen sogar eine Kälte von — 200° bis —250° C (Pictet).

Noch ehe die oben für einzelne Fälle näher angegebenen, extremen Temperaturgrenzen erreicht werden, welche den unmittelbaren Wärme- oder Kältetod des Protoplasma zur Folge haben, tritt schon zuvor eine Erscheinung ein, welche man als Wärmestarre und als Kältestarre bezeichnet. Man versteht darunter einen Zustand des Protoplasma, in welchem die Eigenschaften, in denen sich sein Leben betätigt, namentlich alle Bewegungserscheinungen, aufgehoben sind, solange eine bestimmte Temperatur einwirkt, aber bei geeigneter Veränderung derselben nach einer Periode der Erholung wiederkehren. Die Kältestarre stellt sich gewöhnlich bei Temperaturen ein, die sich um 0° herum bewegen; die Wärmestarre erfolgt einige Grade tiefer als das Wärmemaximum beträgt, bei welchem das Protoplasma sofort abstirbt. In beiden Fällen verlangsamt sich die Protoplasmabewegung mehr und mehr und hört bald ganz auf. Amöben, Rhizopoden, weiße Blutkörperchen ziehen ihre Ausläufer ein und wandeln sich in kugelige Klümpchen um. Pflanzenzellen gewinnen häufig das oben schon mit den Worten von Kühne beschriebene Aussehen. Langsame Erhöhung der Temperatur bei Kältestarre, Erniedrigung derselben bei Wärmestarre läßt die Lebenserscheinungen zur Norm zurückkehren. Hält freilich der Starrezustand lange Zeit an, so kann er zum Tode führen, und zwar wird durchgängig Kältestarre viel länger und besser als Wärmestarre vertragen. Beim Absterben gerinnt und trübt sich das Protoplasma und beginnt unter Quellungserscheinungen zu zerfallen.

Zwischen Kälte- und Wärmestarre liegt ein Gebiet, in welchem sich je nach der Höhe der Temperatur die Lebensprozesse mit ungleicher Intensität abspielen. Namentlich die Bewegungen nehmen bei Steigerung der Wärme bis zu einem Maximum zu. Dieses aber fällt mit einem bestimmten Temperaturgrad zusammen, der als Temperaturoptimum bezeichnet wird und immer mehrere Grad unter der Temperaturgrenze liegt, bei welcher die Wärmestarre erfolgt. Wenn die Erwärmung noch über das Temperaturoptimum hinaus wächst, so hat sie eine immer mehr zunehmende Verlangsamung der Protoplasmabewegung zur Folge, bis endlich der Punkt erreicht ist, an welchem der Starrezustand einsetzt.

Ein wichtiges Objekt, an welchem man den Einfluß der Erwärmung studiert hat, sind die weißen Blutkörperchen; hierbei bedient man sich

Digitized by Google

am besten des heizbaren Objekttisches von MAX SCHULTZE oder des SACHSschen Wärmekastens. Im frisch entleerten Blutstropfen zeigen die Leukocyten kugelige Gestalt und sind bewegungslos; unter den entsprechenden Vorsichtsmaßregeln erwärmt, beginnen sie Pseudopodien auszustrecken und sich fortzubewegen; ihre Formveränderung wird um so lebhafter, je mehr die Temperatur bis zu dem jeweiligen Optimum zunimmt. Bei Myxomyceten, Rhizopoden und Pflanzenzellen äußert sich die Zunahme der Erwärmung in einer Beschleunigung der Körnchenströmung. So legen nach Messungen von MAX SCHULTZE (I 1863) die Körnchen bei den Haarzellen von Urtica und Tradescantia bei gewöhnlicher Temperatur einen Weg von 0,004—0,005 mm in der Sekunde zurück, bei Erwärmung bis auf 35° C einen Weg von 0,009 mm in der Sekunde. Bei Vallisneria ließ sich die Zirkulation bis 0,015 mm und bei einer Charaart sogar bis 0,04 mm in der Sekunde beschleunigen. Zwischen langsammer und beschleunigter Bewegung kann die Differenz so groß sein, daß im ersten Falle die Länge eines Fußes etwa in 50 Stunden, im zweiten Falle in $^1/_2$ Stunde durchlaufen wird.

NÄGELI (V 1860) hat für die Geschwindigkeitszunahme der Körnchenströmung in den Zellen von Nitella bei Zunahme der Temperatur folgende Werte erhalten: Um einen Weg von 0,1 mm zurückzulegen, brauchte die Plasmaströmung 60 Sekunden bei 1° C, 24 Sekunden bei 5° C, 8 Sekunden bei 10° C, 5 Sekunden bei 15° C, 3,6 Sekunden bei 20° C, 2,4 Sekunden bei 26° C, 1,5 Sekunden bei 31° C, 0,65 Sekunden bei 37° C. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß „die Zunahme der Geschwindigkeit für jeden folgenden Grad einen kleineren Wert darstellt“ (NÄGELI, VELTEN).

In gleicher Weise wie die Protoplasmabewegung ist auch die Schnelligkeit in der Pulsation der kontraktilen Vakuolen, die auf p. 140 besprochen wurde, von der Temperatur abhängig. Bei ein und derselben Temperatur ist das Zeitintervall zwischen zwei Entleerungen ein sehr gleichmäßiges, verändert sich aber sehr bei Erhöhung oder Erniedrigung derselben (ROSSBACH [V 1874], MAUPAS). Während bei Euplotes Charon das Zeitintervall zwischen zwei Kontraktionen bei gewöhnlicher Temperatur 61 Sekunden beträgt, ist es bei 30° C auf 23 Sekunden gesunken (ROSSBACH). Die Frequenz der Kontraktionen hat sich demnach fast verdreifacht. Ebenso wird Flimmer- und Geißelbewegung durch Wärme beschleunigt, durch Abkühlung verlangsamt.

Bemerkenswert ist endlich noch das Verhalten der Protoplasmakörper gegen plötzliche, größere Temperaturschwankungen und zweitens gegen einseitige oder ungleiche Erwärmung.

Die Temperaturschwankungen können entweder positive oder negative sein, d. h. sie können auf einer Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur beruhen; die Folge eines solchen größeren, thermischen Reizes ist vorübergehender Stillstand der Bewegung. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt aber die Bewegung wieder und nimmt dann die der Temperatur entsprechende Geschwindigkeit an. (DUTROCHET, HOFMEISTER, DE VRIES.) VELTEN (VII 1876) bestreitet die Richtigkeit dieser Beobachtungen. Nach seinen Experimenten rufen Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzwerte weder eine Sistierung, noch eine Verlangsamung der Protoplasmabewegung hervor, sondern es wird sofort die der betreffenden Temperatur zukommende Geschwindigkeit herbeigeführt.

Ueberhaupt wird durch das Maß der Temperatur der ganze Lebensprozeß der Zelle, die chemische Arbeit, die in einer bestimmten Zeit-

Digitized by Google

einheit von ihr geleistet wird, der Stoffansatz und -umsatz, infolgedessen das Wachstum und die Teilung der Zelle beeinflußt. Mit großer Genauigkeit läßt sich dies nachweisen, wenn man befruchtete Eizellen sich bei verschiedenen Graden entwickeln läßt, wie ich (VII 1898 l. c.) eine derartige Versuchsreihe an den Eiern von Rana fusca und Rana esculenta ausgeführt habe. Von einem bestimmten Optimum an nimmt auch die Teilungsgeschwindigkeit des Eies mit jedem Grad, mit welchem die Temperatur abnimmt, proportional ab. So tritt bei Froscheiern, die sich bei 24° entwickeln, die erste Teilung nach 2 Stunden 10 Minuten, die zweite Teilung nach 2 Stunden 40 Minuten und die dritte Teilung nach 3 Stunden 25 Minuten auf, bei welchen Angaben die Zeit immer von der Vornahme der Befruchtung an gerechnet ist. Bei einer Temperatur von 15° dagegen schicken sich die Eier zur ersten Teilung erst nach 3 Stunden, zur zweiten Teilung nach 4 Stunden 10 Minuten und zur dritten Teilung nach 5 Stunden 35 Minuten an. Hier ist also im Vergleich zu den bei 24° erhaltenen Werten die erste Teilung um 50, die zweite um 90 und die dritte um 130 Minuten später als die ihr entsprechende Teilung bei höherer Temperatur eingetreten.

In noch beträchtlich rascherem Tempo nimmt die Geschwindigkeit des Entwicklungsprozesses innerhalb der niederen Temperatur von 7° bis 2° ab. Denn bei 5° wird die erste Furche nach 9 Stunden 15 Minuten, die zweite nach 14 Stunden 50 Minuten und die dritte nach 18 Stunden 25 Minuten bemerkbar. — Bei 3° ist der Prozeß noch in viel erheblicherem Maße verlangsamt. Denn wir erhalten für die erste, zweite und dritte Teilung die Werte: 12 Stunden, 18 Stunden 15 Minuten, 26 Stunden. Bei 3° Wärme hat die Entwicklung bis zur dritten Teilung 7mal mehr Zeit erfordert als bei 24°.

Indem durch die Wärme der Teilungsrhythmus der Zellen in so hohem Maße beeinflußt wird, werden durch die Vermehrung der Zellen in beschleunigter Weise die allergrößten Entwicklungsdifferenzen zwischen Embryonen hervorgerufen, die ihre Entwicklung gleichzeitig, aber bei verschiedenen Temperaturen begonnen haben.

Durch eine systematisch durchgeführte Untersuchung habe ich für die Eier von Rana fusca und Rana esculenta nachweisen können, wie ein bestimmtes Stadium der Entwicklung für jeden Temperaturgrad eine verschiedene, genau normierte Zeitdauer zu seiner Vollendung gebraucht, und wie infolgedessen durch Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur die allergrößten Entwicklungsdifferenzen hervorgerufen werden können.

Zur Veranschaulichung des Verhältnisses diene Fig. 121. Sie zeigt uns vier Froscheier, die seit der Vornahme der künstlich ausgeführten Befruchtung genau 3 Tage alt, dabei aber in ihrer Entwicklung sehr ungleich weit vorgerückt sind. Denn das erste Ei hat eben die Gastrulation beendet, das zweite hat die Medullarplatte entwickelt, deren Ränder sich als Medullarwülste über die Oberfläche deutlich zu erheben beginnen. Das dritte hat sich schon zur Länge von 5 mm gestreckt. Hinten ist das Schwanzende, vorn der Kopf abgesetzt, an welchem sich die Haftnäpfe bereits angelegt haben und die Kiemen als kleine Höcker hervorsprossen. Der vierte Embryo hat im Vergleich zum dritten eine Längenzunahme von 2,5 mm erfahren, ist also 7,5 mm lang geworden. Die Kiemenhöcker sind zu ansehnlichen Büscheln ausgewachsen; der 3,5 mm lange Ruderschwanz hat sich in einen aus Chorda, Rückenmark und vielen Muskelsegmenten zusammengesetzten Achsenteil und in einen dünnen, durchsichtigen Flossensaum gesondert.

Digitized by Google

Die erheblichen Differenzen in der Entwicklung der vier Eier sind einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, daß das erste sich bei einer konstanten Wassertemperatur von 10° C, das zweite bei 15° C, das dritte bei 20° C und das vierte bei 24° C entwickelt hat. Um das Stadium, welches bei 24° C schon am Ende des 3. Tages eintritt, zu erreichen, braucht das Ei von Rana fusca bei 10° C 13—14 Tage, bei 15° C 7 Tage, bei 20° 4 Tage. — Ein entsprechendes Verhalten hat dann später Peter (VII 1905) im Anschluß an meine Froschversuche bei Seeigeleiern festgestellt, indem er mehrere Portionen derselben sich bei verschiedenen Temperaturgraden längere Zeit entwickeln ließ.

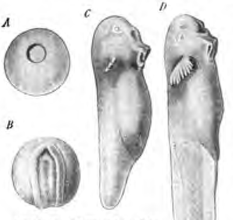


Fig. 121. **Vier Froscheier, welche sich nach der Befruchtung drei Tage entwickelt haben.**
A Ei auf dem Gastrulastadium mit rundem Blastoporus, entwickelt bei 10° C. B Ei mit Medullarplatte, deren Ränder zu Medullarwülsten erhoben sind, entwickelt bei 15° C. C Embryo mit kleinen Kiemenhöckern, entwickelt bei 20° C. D Embryo mit Kiemenbüscheln und langem Ruderschwanz, entwickelt bei 24° C.

Wenn ich oben hervorhob, daß durch die Temperatur besonders die chemische Arbeit in der Zelle beeinflußt wird, so läßt sich dieser Ausspruch in unserem Beispiel noch etwas genauer präzisieren. Beim Wachstum und der Teilung der Zellen erfährt die Kernsubstanz, besonders ihr Chromatin, wie später beim Studium der Karyokinese noch festgestellt werden wird, eine ganz gesetzmäßige Zunahme, und zwar vermehrt sie sich beim Furchungsprozeß und in der weiteren Entwicklung in geometrischer Progression mit dem Quotienten 2. An diesem Punkte scheint mir nun, wie ich gleich schon 1898 geltend machte, meine am Froschei durchgeführte zahlenmäßige Feststellung einer Proportion zwischen der zunehmenden Geschwindigkeit der Zellteilung und der Entwicklung der Embryonen auf der einen Seite und der zunehmenden Steigerung der Temperatur auf der anderen die Möglichkeit zu bieten, diesen biologischen Vorgang an ein von van't Hoff entdecktes chemisch-physikalisches Gesetz anzuknüpfen. van't Hoff und Ernst Cohen haben nämlich in ihren Studien zur chemischen Dynamik, besonders in dem Abschnitte „Einfluß der Temperatur auf die chemische Reaktion", nachgewiesen, daß Temperaturunterschiede auf die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Vorgänge einen gesetzmäßigen Einfluß ausüben; sie haben denselben in die mathematische Formel gebracht: Die Geschwindigkeit chemischer Prozesse steigt um das Zwei- bis Dreifache mit der Zunahme der Temperatur. Hierauf gestützt, suchte ich auch

Digitized by Google

die Beschleunigung des Entwicklungsprozesses tierischer Eier bei höheren Temperaturen in erster Linie daraus zu erklären, daß die komplizierten Nukleinverbindungen etc. im chemischen Laboratorium der Zelle in einer gewissen Proportion zum Wärmegrad schneller gebildet werden, während bei Abnahme der Temperatur die chemische Arbeit verlangsamt und schließlich ganz zum Stillstand gebracht wird. Natürlich werden außer der Nukleinbildung gleichzeitig auch noch andere chemische Prozesse und andere Vorgänge, die ich allerdings für minder wichtig halte, an dem Zustandekommen des Gesamtresultates nebenher mitwirken. Später haben die Chemiker COHEN (VII 1901) und ABEGG sich meiner Ansicht angeschlossen. Als sie die von mir beim Frosch und die von PETER beim Seeigelei ermittelten Zahlenwerte berechneten, fanden sie dieselben in Uebereinstimmung mit dem Gesetz von VAN'T HOFF.

b) Die Temperatur als Richtungsreiz (Thermotaxis). Wenn Wärme als Reiz von einem bestimmten Punkte aus einseitig auf frei bewegliche Zellen einwirkt, kann sie dieselben zu Bewegungen veranlassen, die in einer Richtung und nach einem bestimmten Ziel, nach der Wärmequelle, hingerichtet sind und so Erscheinungen hervorrufen, die nach den oben auseinandergesetzten Nomenklaturregeln als Thermotaxis (Thermotropismus) bezeichnet werden. Auf diesem Gebiet hat STAHL (VII 1884) sehr interessante Versuche an den Plasmodien von Myxomyceten angestellt. Wenn an solchen, während sie sich netzartig auf einer Unterlage ausgebreitet haben, nur ein Teil abgekühlt wird, so wandert das Protoplasma aus dem abgekühlten Teil allmählich in den wärmeren hinüber; der eine Teil des Netzes schrumpft ein, der andere schwillt an. Man kann den Versuch in der Weise vornehmen, daß man zwei Bechergläser dicht nebeneinander stellt und das eine mit Wasser von 7°, das andere mit Wasser von 30° Wärme füllt und über ihre sich berührenden Ränder einen nassen Papierstreifen, auf welchem sich ein Plasmodium ausgebreitet hat, in der Weise legt, daß das eine Ende in das kühlere, das andere in das wärmere, auf konstanter Temperatur erhaltene Wasser taucht. Nach einiger Zeit ist das Plasmodium durch zweckentsprechendes Einziehen und Ausstrecken seiner Protoplasmafäden nach dem ihm zusagenden Medium hinübergekrochen.

In dieser Weise können freilebende Protoplasmakörper Bewegungen ausführen, die den Stempel des Zweckmäßigen an sich tragen, weil sie zugleich zur Erhaltung des Organismus dienen. Die Lohblüte wandert im Herbst infolge der Abkühlung der Luft mehrere Fuß tief in die wärmeren Schichten des Lohhaufens hinein, um dort zu überwintern. Im Frühjahr erfolgt dann wieder bei eingetretener Erhöhung der Lufttemperatur die Bewegung in entgegengesetzter Richtung nach den nun wieder mehr erwärmten, oberflächlichen Schichten.

II. Lichtreize.

Wie die Wärme ist auch das Licht eine Quelle intensiver Reize für tierisches und pflanzliches Protoplasma. Es beeinflußt mehr oder minder alle Seiten der Lebenstätigkeit der Zelle, nicht nur den Stoffwechsel und die chemischen Prozesse, sondern auch indirekt, vielleicht auch direkt ihre Teilbarkeit und ihr Fortpflanzungsvermögen, endlich die Bewegungen. — Auch auf diesem Gebiet ist die pflanzliche Zelle für

Digitized by Google

Untersuchungen weitaus am geeignetesten; botanische Forscher haben daher nicht nur die zahlreichsten Arbeiten über Lichtwirkung geliefert, sondern auch die meisten interessanten Ergebnisse zutage gefördert. Wie im Abschnitt über die Temperatur, sind die Erscheinungen am besten in zwei Gruppen zu besprechen, je nachdem das Licht gleichmäßig in mehr diffuser Weise die Lebenstätigkeit der Zelle beeinflußt oder zugleich als Richtungsreiz orientierend auf ihre Bewegungen einwirkt.

a) Bei gleichmäßiger Einwirkung auf die Zellen.

Das schönste und am besten studierte Beispiel von dem Einfluß des Lichtes auf den Ablauf bestimmter chemischer Prozesse in der Zelle bietet die Kohlensäureassimilation und die Bildung von Stärke von seiten der Pflanze. Da sie schon eingehender an anderer Stelle (p. 79—81) besprochen wurde, sei auf diese verwiesen, desgleichen auf p. 93—95.

Zuweilen läßt sich die Wirkung des Lichtes an rasch eintretenden Bewegungen und Formveränderungen der Zelle erkennen.

Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus, der im Schlamm von Teichen lebt, führt im Schatten durch Einziehen und Ausstrecken breiter Pseudopodien lebhafte Bewegungen aus. Wenn sie von einem mäßig starken Lichtstrahl getroffen wird, zieht sie plötzlich alle Pseudopodien ein und wandelt sich zu einem kugeligen Körper um. Erst nach einer Zeit der Ruhe kehrt im Schatten allmählich die amöboide Bewegung wieder. „Wenn dagegen das Dunkel ganz allmählich (etwa innerhalb 1/4 Stunde) durch Tageslicht wachsender Helligkeit vertrieben wird, bleibt die Reizwirkung aus, ebenso wenn nach längerer Beleuchtung plötzlich verdunkelt wird“ (Engelmann VII 1879). Ein vollkommen entgegengesetztes Verhalten als Pelomyxa zeigen andere niederste Organismen. Eine Bakterienart, die sich mit einem Geißelfaden lebhaft fortbewegt, hat wegen ihres Verhaltens zum Licht und den besonders wirksamen Strahlen von Orange und Ultrarot gegenüber den Namen Bacterium photometricum von Engelmann erhalten. Im Dunkeln still liegend, führt es tumultuarische Bewegungen im Wassertropfen aus, sowie es plötzlich belichtet wird. — Eine ähnliche große Empfindlichkeit gegen Beleuchtung zeigt eine Infusorienart, Pleuronema chrysalis, die durch rasches Aufschnellen langer Wimpern sprunghafte Bewegungen bei plötzlichem Lichteinfall ausführt (Verworn).

Sehr lebhaft reagieren auf Licht die sternförmigen Pigmentzellen vieler Wirbellosen und Wirbeltiere, welche in der Literatur unter dem Namen der Chromatophoren (Brücke VII 1854, Pouchet VII 1874) bekannt und die Ursache für den oft augenfälligen Farbenwechsel vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Cephalopoden sind. Im Licht nimmt z. B. die Haut der Frösche eine hellere Färbung an. Es rührt dies daher, daß schwarze Pigmentzellen, die sich mit reichlich verzweigten Aesten in der Lederhaut ausgebreitet hatten, unter dem Reiz des Lichtes sich zu kleinen, schwarzen Kugeln zusammengezogen haben. Indem sie selbst weniger auffällig werden, kommen außerdem noch vorhandene grün und gelb gefärbte und sich nicht kontrahierende Pigmentzellen besser zur Geltung.

Ferner erfahren unter dem Einfluß des Lichtes die Pigmentzellen der Retina auffällige Formveränderungen, und zwar sowohl bei den Wirbeltieren (Boll), als auch bei den Wirbellosen, z. B. im Cephalopodenauge (Rawitz VII 1891).

Digitized by Google

b) Das Licht als Richtungsreiz (Phototaxis).

Die Bewegung freilebender einzelliger Organismen, welche entweder nach einer Lichtquelle hin oder umgekehrt von ihr weg erfolgt, bezeichnet man nach dem Vorgang der Botaniker als Phototaxis oder Heliotaxis. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß viele, durch Flimmern oder Geißeln sich fortbewegende Flagellaten, Infusorien, Schwärmsporen von Algen etc. sich mit Vorliebe an der nach dem Fenster gekehrten, diffus beleuchteten Seite des Zuchtglases anhäufen oder umgekehrt. Sehr überzeugend ist ein einfaches, von Nägeli (V 1860) angestelltes Experiment. Eine 3 Fuß lange Glasröhre wird mit Wasser, in welchem sich grüne Algenschwärmer (Tetraspora) befinden, gefüllt und senkrecht aufgestellt. Wenn man nun die Röhre mit schwarzem Papier umwickelt mit Ausnahme des unteren Endes, auf welches man Licht einfallen läßt, so haben sich in diesem nach einigen Stunden alle Algenschwärmer versammelt, so daß der übrige Teil der Röhre farblos geworden ist. Umwickelt man jetzt das untere Ende, läßt dagegen das obere Ende frei, so steigen allmählich alle Schwärmsporen nach diesem empor und sammeln sich an der Oberfläche des Wassers an.

In hohem Grade ist Euglena viridis gegen Licht empfindlich (Fig. 103 A). Wird in einem auf den Objektträger gebrachten Wassertropfen, der Euglenen enthält, nur ein kleiner Teil beleuchtet, so häufen sich alle Individuen binnen kurzem im Lichtbezirk an, der, um einen Ausdruck von Engelmann (VII 1882) zu gebrauchen, wie eine Falle wirkt. Besonders interessant aber wird dieses Versuchsobjekt noch dadurch, daß die Lichtperzeption nur an einen ganz bestimmten, kleinen Teil des Körpers gebunden ist. Jede Euglena besteht aus einem größeren hinteren, chlorophyllführenden Teil und einem geißeltragenden, farblosen Vorderende, an dem sich ein roter Pigmentfleck findet. Nur wenn dieses Vorderende vom Lichtstrahl getroffen oder verdunkelt wird, reagiert der Organismus durch veränderte Richtung seiner Bewegung (Engelmann). Ein Teil des Körpers wirkt hier also gewissermaßen als Auge.

Am eingehendsten haben sich mit der Einwirkung des Lichtes auf Schwärmsporen Stahl (VII 1880) und Strasburger (VII 1878) beschäftigt. Stahl faßt seine Resultate in folgende Sätze zusammen: „Das Licht übt einen richtenden Einfluß auf den Schwärmsporenkörper in der Weise, daß dessen Längsachse annähernd mit der Richtung des Lichtstrahls zusammenfällt. Hierbei kann das farblose, cilientragende Ende entweder der Lichtquelle zu- oder von derselben abgewendet sein. Beiderlei Stellungen können unter sonst unveränderten, äußeren Bedingungen miteinander abwechseln, und dies zwar bei sehr verschiedenen Graden der Lichtintensität. Den größten Einfluß auf die relative Stellung hat die Intensität des Lichtes. Bei intensiverem Lichte kehren die Schwärmer ihr Mundende von der Lichtquelle ab, sie entfernen sich von ihr; bei schwächerem Lichte bewegen sie sich lichtwärts."

Die Reizbarkeit gegen Licht ist eine sehr verschiedene, sowohl nach den einzelnen Arten, als auch bei einzelnen Individuen derselben Art; sie ändert sich endlich auch bei demselben Individuum infolge wechselnder, äußerer Bedingungen. Strasburger bezeichnet dieses ungleiche Reaktionsvermögen der Schwärmsporen als Lichtstimmung. Zwei zur Untersuchung der Lichtstimmung geeignete, sich etwas verschieden verhaltende Objekte sind die Schwärmsporen von Botrydium und Ulothrix.

Digitized by Google

Wenn Schwärmsporen von Botrydium in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger gebracht werden, so verteilen sie sich im Dunkeln gleichförmig im Wasser. Werden sie dagegen jetzt beleuchtet, so richten sie sich gleich mit ihrem vorderen Ende nach der Lichtquelle und eilen derselben in geraden, somit ziemlich parallelläufigen Bahnen zu. Nach wenigen, meist $1^1/_2$—2 Minuten sind fast sämtliche Schwärmer an der Lichtseite des Tropfens, welche STRASBURGER der Kürze wegen auch als positiven Rand im Unterschied zum entgegengesetzten oder negativen Rand bezeichnet, angesammelt und schwärmen hier, reichlich kopulierend, durcheinander. Wird das Präparat um 180° gedreht, so verlassen alle noch beweglichen Schwärmer momentan den jetzt von der Lichtquelle abgekehrten Rand des Tropfens und eilen wieder dem Lichtstrom zu. Wird die Beobachtung unter einem Mikroskop mit drehbarem Objekttisch angestellt, so kann man durch Drehung des Tisches die Schwärmer zur fortwährenden Aenderung der Bewegungsrichtung bringen. Sie lenken stets in die vom Fenster gegen das Zimmer geradlinig gerichteten Bahnen ein.

Ein etwas abweichendes Verhalten zeigen Ulothrixschwärmer. „Auch diese eilen rasch und auch in fast geraden Bahnen nach dem positiven Tropfenrand; doch nur selten tun sie es alle; vielmehr wird man in den meisten Präparaten einen größeren oder geringeren Teil derselben ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung, also nach dem negativen Rand zu, sich bewegen sehen. Es gewährt nun ein eigenes Schauspiel, wenn die Schwärmer so in entgegengesetzter Richtung und daher mit scheinbar verdoppelter Schnelligkeit aneinander vorübereilen. Wird das Präparat um 180° gedreht, so sieht man sofort die an der zuvor positiven Seite angesammelten wieder der negativen Seite, die zuvor an der negativen Seite angesammelten wieder der positiven Seite zueilen. Hier angelangt, bewegen sich die Schwärmer durcheinander, sich je nach den Präparaten schärfer oder weniger scharf am Rande haltend. Ununterbrochen bemerkt man auch, sowohl an der positiven, als auch an der negativen Seite, einzelne Schwärmer, die plötzlich den Rand verlassen und geradeaus durch den Tropfen nach dem anderen Rand eilen. Ein solcher Austausch findet ununterbrochen zwischen beiden Rändern statt. Ja nicht selten kann man einzelne Schwärmer, die eben vom entgegengesetzten Rande kamen, wieder dorthin zurückkehren sehen. Noch andere bleiben mitten in ihrem Laufe stehen und eilen nach dem Ausgangsort ihrer Wanderung zurück, um eventuell von dort das Spiel längere Zeit pendelartig zu wiederholen."

Wie fein und rasch die Reaktion der Schwärmer auf Licht ist, zeigt das folgende von STRASBURGER mitgeteilte Experiment. „Schaltet man, während die Schwärmer auf dem Wege von dem einen Rande des Tropfens zum anderen sind, ein Blatt Papier zwischen dem Mikroskop und die Lichtquelle ein, so schwenken die Schwärmer sofort zur Seite ab, manche drehen sich selbst im Kreise; doch das dauert nur einen Augenblick, und sie lenken in die verlassenen Bahnen wieder ein (Schreckbewegung)." STRASBURGER (VII 1878) nennt die Schwärmer, welche der Lichtquelle zueilen, lichthold (photophil), solche dagegen, welche sie fliehen, lichtscheu (photophob).

Wie schon oben angedeutet wurde, ist die Ansammlung der Schwärmer am negativen oder positiven Rand des Tropfens, worin sich die besondere Art ihrer Lichtstimmung kundgibt, von äußeren Bedingungen abhängig, von der Intensität des Lichtes, von der Tempe-

Digitized by Google

ratur, von der Durchlüftung des Wassers, von Entwicklungszuständen. Wenn man mit Schwärmern experimentiert, die bei intensiver Beleuchtung sich am negativen Rand angesammelt haben, so kann man sie zum entgegengesetzten Rand hinüberlocken. Man muß dann das Licht auf einen ihrer Stimmung entsprechenden Grad allmählich abdämpfen, indem man einen, zwei, drei oder mehr Schirme aus matt geschliffenem Glas zwischen das Präparat und die Lichtquelle einschiebt. In noch einfacherer Weise kann man das Resultat auch dadurch erreichen, daß man sich mit dem Mikroskop langsam weiter vom Fenster entfernt und dadurch das einfallende Licht abschwächt.

Durch die Temperatur der Umgebung wird der Grad der Lichtempfindlichkeit bei vielen Schwärmern sehr beeinflußt. Diese werden gewöhnlich durch Erhöhung der Temperatur, welche außerdem auch ihre Beweglichkeit steigert, auf höhere Lichtintensitäten, durch Erniedrigung der Temperatur auf geringere Lichtintensität abgestimmt. Im ersten Fall werden sie also lichtholder, im zweiten Fall lichtscheuer gemacht. „Ferner verändern die Schwärmer auch ihre Lichtstimmung im Laufe ihrer Entwicklung, so zwar, daß sie in der Jugend auf höhere Intensitäten als im Alter gestimmt erscheinen."

Wie durch Experimente von Cohn, Strasburger u. a. festgestellt ist, haben nicht alle Strahlen des Spektrums auf die Bewegungsrichtung der Sporen einen Einfluß, sondern es sind vorzugsweise nur die stark brechbaren Strahlen, die blauen, indigofarbigen und violetten, welche als Reiz empfunden werden. Schiebt man zwischen Lichtquelle und Präparat ein Gefäß mit dunkler Kupferoxydammoniaklösung, welche nur blaues, violettes Licht hindurchläßt, so reagieren die Schwärmsporen, als ob sie von gemischtem Tageslicht getroffen würden; dagegen reagieren sie gar nicht auf Lichtstrahlen, welche durch eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali, durch die gelben Dämpfe einer Natriumflamme oder durch Rubinglas hindurchgegangen sind.

Auch niedere Organismen, die sich durch Aussenden von Pseudopodien kriechend fortbewegen, wie Amöben, Myxomyceten etc., eignen sich zum Studium der Phototaxis.

Plasmodien von Aethalium septicum z. B. breiten sich nur im Dunkeln auf der Oberfläche der Lohe aus, während sie sich im Lichte in die Tiefe derselben zurückziehen. Wenn man auf ein Plasmodium, das auf einer Glasscheibe zierliche Netze gebildet hat, einen Lichtstrahl in einem beschränkten Bezirk auffallen läßt, so strömt alsbald das Protoplasma von den belichteten Stellen hinweg und sammelt sich in den beschatteten an (Barenezki, Stahl VII 1884).

Ein anderes, mannigfaltiges und wichtiges Gebiet von Lichtwirkung bietet sich uns in der Chlorophyllwanderung pflanzlicher Zellen dar. Licht wirkt als Reiz auf chlorophyllhaltiges Protoplasma und veranlaßt es, durch langsame Bewegungen sich in zweckmäßiger Weise innerhalb der Zellulosemembran anzuordnen. Zum Studium dieser Erscheinungen ist wohl das geeigneteste Objekt die Fadenalge Mesocarpus, an welcher Stahl (VII 1880) sehr überzeugende Beobachtungen angestellt hat. In den zu langen Fäden vereinigten, zylindrischen Zellen spannt sich ihrer Länge nach ein dünnes Chlorophyllband mitten durch den Saftraum aus, ihn in zwei gleichgroße Hälften zerlegend, und geht mit seinen Rändern in den protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle über. Je nach der Richtung des einfallenden Lichtes verändert das Chlorophyllband seine Stellung. Wird es direkt von oben oder von

Digitized by Google

unten durch schwaches Tageslicht getroffen, so kehrt es dem Beobachter seine Fläche zu. Wenn man dagegen die Beleuchtung so reguliert, daß nur Strahlen, die dem Mikroskoptisch parallel verlaufen, von der Seite zum Präparat gelangen, so drehen sich die grünen Platten um etwa 90°, bis sie eine genau vertikale Stellung einnehmen und jetzt als dunkelgrüne Längsstreifen die sonst durchsichtigen Zellen ihrer Länge nach durchziehen. Zwischen beiden Extremen kann das Band alle möglichen Zwischenstellungen einnehmen, indem es stets seine Fläche senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren sucht. An warmen Sommertagen erfolgt der Stellungswechsel schon in wenigen Minuten; er erklärt sich aus aktiven Bewegungen, welche das Protoplasma innerhalb der Zellmembran ausführt.

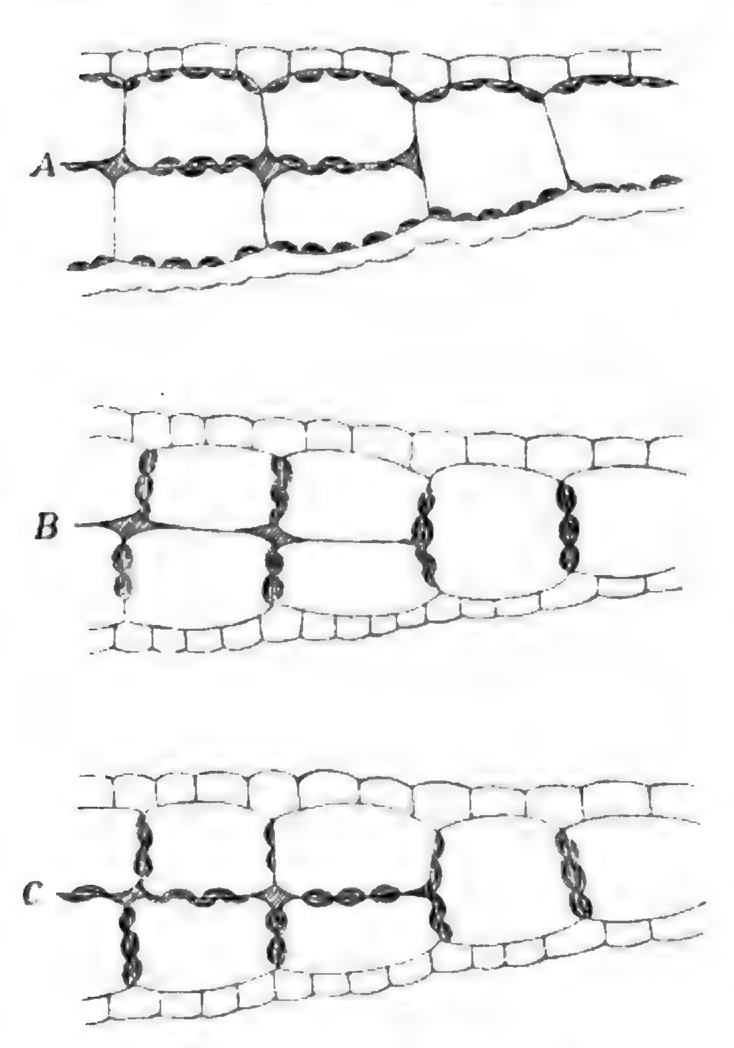


Fig. 122. **Querschnitt durch das Blatt von Lemna trisulca** (nach Stahl). A Flächenstellung (Tagstellung). B Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. C Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

Auch hier übt, wie bei den Schwärmsporen, die Intensität des Lichtes einen verschiedenen Einfluß aus. Während diffuse Beleuchtung das oben beschriebene Resultat herbeiführt, bewirkt direktes, grelles Sonnenlicht eine entgegengesetzte Stellung der Chlorophyllplatte. Diese kehrt jetzt ihre eine Kante der Sonne zu. Wir erhalten also folgendes Gesetz: „Das Licht übt einen richtenden Einfluß auf den Chlorophyllapparat von Mesocarpus. Bei schwächerem Lichte orientiert sich derselbe senkrecht zum Strahlengang, bei intensiver Beleuchtung fällt dessen Ebene in die Richtung des Strahlenganges.“ Die erste Anordnung bezeichnet Stahl als Flächenstellung, die zweite als Profilstellung. — Bei langer Dauer der intensiven Beleuchtung zieht sich das ganze Band zu einem dunkelgrünen, wurmförmigen Körper zusammen, um später unter günstigen Bedingungen wieder seine ursprüngliche Gestalt anzunehmen. Alle diese verschiedenartigen, unter dem Reiz des Lichtes erfolgenden Bewegungen des Protoplasma werden den Zweck haben, den Chlorophyllapparat einerseits in eine für seine Funktion günstige Stellung zum Licht zu bringen, andererseits ihn vor der schädigenden Wirkung zu intensiver Beleuchtung zu schützen.

Dem richtenden Einfluß des Lichtes, der sich bei Mesocarpus in so klarer Weise äußert, sind ebenso auch die mit Chlorophyllkörnern

versehenen, gewebeartig verbundenen Zellen der Pflanzen unterworfen. Nur sind hier die Erscheinungen von etwas komplizierterer Art (Fig. 122). Wie zuerst Sachs entdeckt hat, sind im intensiven Sonnenlicht die Blätter hellgrüner als bei matter Beleuchtung oder im Schatten. Auf Grund dieser Wahrnehmung konnte Sachs auf intensiv beleuchteten Blättern Lichtbilder künstlich hervorrufen, wenn er sie teilweise mit Papierstreifen bedeckte (I 1882). Nach einiger Zeit erscheinen nach Entfernung der Papierstreifen die von ihnen beschattet gewesenen Stellen dunkelgrün auf hellgrünem Grund. Die ganze Erscheinung erklärt sich auch hier aus dem für Mesocarpus festgestellten Gesetz, wie die Untersuchungen von Stahl (VII 1880) nach den Vorarbeiten von Famintzin, Frank, Borodin ergeben haben; sie beruht also einfach darauf, daß die einzelnen Chlorophyllkörner im Protoplasma, wie Pfeffer sich ausdrückt, nach dem Einfall und der Intensität des Lichtstrahls „photisch orientiert" werden. Bei matter Beleuchtung und im Schatten führt das Protoplasma solche Bewegungen aus, daß die Chlorophyllkörner an die dem Licht zugekehrten Außenflächen der Zellen zu liegen kommen (Fig. 122 A), während sie an den Seitenwänden geschwunden sind. In direktem Sonnenlicht dagegen strömt das Protoplasma mit den Chlorophyllkörnern den Seitenwänden (Fig. 122 B) zu, bis die Außenwand ganz chlorophyllfrei geworden ist. Im ersten Fall nimmt also der ganze Chlorophyllapparat, wie bei Mesocarpus zum einfallenden Licht eine Flächenstellung, im zweiten Fall eine Profilstellung ein; dort erscheinen daher die Blätter dunkler, hier heller grün gefärbt.

Außerdem verändern die Chlorophyllkörner selbst noch ihre Gestalt in der Weise, daß sie bei intensivem Licht kleiner und kugeliger werden.

Alle diese Vorgänge führen zu ein und demselben Ziel: „Die Chlorophyllkörner schützen sich bald durch Drehung (Mesocarpus), bald durch Wanderung oder Gestaltsveränderung vor zu intensiver Beleuchtung. — Bei schwacher Beleuchtung wird die größte Fläche der Lichtquelle zugekehrt; das Licht wird so viel wie möglich aufgefangen. Ein entgegengesetztes Verhalten macht sich bei sehr starker Beleuchtung bemerkbar; es wird dem Lichte eine kleinere Fläche dargeboten."

III. Reizwirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen.

Ein ganz neues Forschungsgebiet ist der Reizphysiologie in den letzten Jahrzehnten durch die Entdeckung der unsichtbaren Röntgen- und Radiumstrahlen eröffnet worden. Da indessen die Wirkung dieser Strahlen sich vorzugsweise in Veränderungen der Kernsubstanzen geltend macht, so daß sie geradezu als ein biologisches Reagens auf dieselben bezeichnet werden können, soll ihre Besprechung im Anschluß an die Lebenstätigkeit der Zellkerne auf die Kapitel VIII, XII und XIII verschoben werden.

IV. Elektrische Reize.

a) Allgemeine Erscheinungen.

Wie namentlich die Experimente von Max Schultze (I 1863) und Kühne (VII 1864), von Engelmann und von Verworn (VII 1889) gezeigt haben, wirken galvanische Ströme, und zwar sowohl die induzierten,

Digitized by Google

als die konstanten, als Reiz auf das Protoplasma ein, soweit sie es direkt durchströmen.

Wenn man Staubfadenhaare von Tradescantia (Fig. 100) quer zwischen die dicht genäherten, unpolarisierbaren Elektroden legt und mit schwachen Induktionsschlägen reizt, so sieht man in der vom Strom durchflossenen Strecke des Protoplasmanetzes die Körnchenströmung plötzlich stillstehen. Es bilden sich unregelmäßige Klumpen und Kugeln an den Protoplasmafäden aus, die an den dünnsten Stellen einreißen und in Nachbarfäden aufgenommen werden. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt die Bewegung wieder, indem die Klumpen und Kugeln von den benachbarten Protoplasmaströmen allmählich ergriffen, mit fortgerissen und zur Verteilung gebracht werden. Bei starken und oft wiederholten Induktionsschlägen, welche die ganze Zelle getroffen haben, ist eine

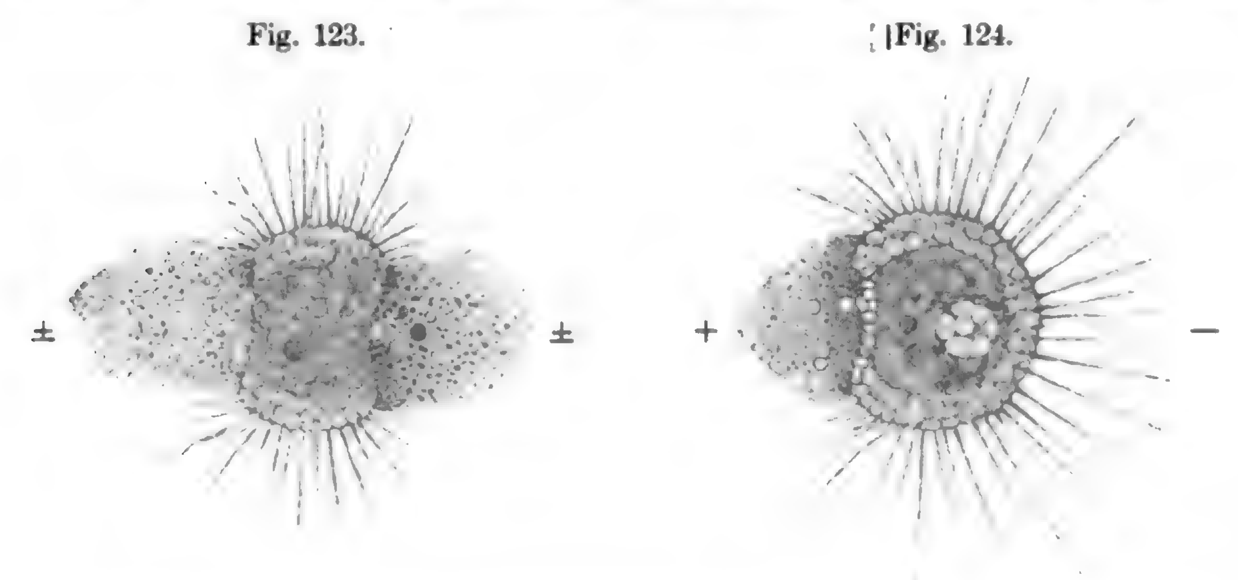


Fig. 123. **Actinosphaerium Eichhornii. Wirkung von Wechselströmen.** An beiden Polen gleichmäßig fortschreitender Zerfall des Protoplasma. Nach VERWORN Taf. I, Fig. 5.

Fig. 124. **Actinosphaerium Eichhornii zwischen den Polen eines konstanten Stromes.** Einige Zeit nach Schließung des Stromes beginnt an der Anode (+) der körnige Zerfall des Protoplasma. An der Kathode (—) sind die Pseudopodien wieder normal geworden. Nach VERWORN Taf. I, Fig. 2.

Rückkehr zur Norm nicht mehr möglich, indem der Protoplasmakörper unter partieller Gerinnung in trübe Schollen und Klumpen verwandelt wird.

Bei Amöben und weißen Blutkörperchen stockt die Körnchenbewegung und das Vorwärtskriechen auf kurze Zeit, wenn sie durch schwache Induktionsschläge gereizt werden; dann wird sie wieder in normaler Weise fortgesetzt. Stärkere Induktionsschläge haben zur Folge, daß die Pseudopodien rasch eingezogen werden und der Körper sich zur Kugel zusammenzieht. Sehr starke Ströme endlich rufen ein Platzen und eine Zerstörung des zur Kugel kontrahierten Körpers hervor.

Durch längere Zeit fortgesetzte Induktionsströme kann man niedere einzellige Organismen stückweise zerstören und verkleinern. Bei Actinosphaerium verläuft der Vorgang in folgender Weise. Die Pseudopodien, welche nach den beiden Elektroden gerichtet sind, zeigen bald Varikositäten und werden allmählich, indem das Protoplasma zu Kügelchen und Spindeln zusammenfließt, ganz eingezogen (Fig. 123). Dann fällt an

diesen Stellen die Oberfläche des Körpers immer mehr einer Zerstörung, gewissermaßen einer Art von Einschmelzung, anheim, wobei die im Protoplasma eingeschlossenen Flüssigkeitsvakuolen platzen. Dagegen erhalten sich die senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodien unverändert. Nach Beseitigung des Reizes erholt sich nach und nach das eventuell bis zur Hälfte oder auf ein Drittel reduzierte Individuum und ergänzt die durch Einschmelzung verloren gegangenen Teile.

Aehnliches bewirkt die Anwendung des konstanten Stromes bei Actinosphaerium (Fig. 124), Actinophrys, Pelomyxa, Myxomyceten. Beim Schließen des Stromes entsteht an dem positiven Pol (der Anode) (Fig. 124 +) eine Erregung, die sich in Einziehung der Pseudopodien und bei längerer Dauer in einer Zerstörung des Protoplasma an der Eintrittsstelle des Stromes kundgibt. Beim Oeffnen desselben hört die Einschmelzung an der Anode sofort auf, und es tritt dagegen eine bald vorübergehende Zusammenziehung an der der Kathode zugewandten Körperoberfläche ein.

Interessanter und wichtiger als diese allgemeinen Reizerscheinungen sind vielleicht

b) die Erscheinungen der Galvanotaxis (Galvanotropismus),

welche Verworn an einer Anzahl einzelliger Organismen (VII 1889 und 1890) entdeckt hat.

Unter Galvanotaxis versteht Verworn die Erscheinung, daß durch den konstanten Strom manche Organismen zu Bewegungen in einer bestimmten Richtung veranlaßt werden, in ähnlicher Weise wie durch den Lichtstrahl (Phototaxis). „Bringt man auf einen Objekträger zwischen zwei unpolisierbare Elektroden einen Tropfen, welcher Paramaecium aurelia in möglichst großer Individuenzahl enthält, und schließt dann den konstanten galvanischen Strom, so sieht man im Augenblick der Schließung sämtliche Paramäcien die Anode verlassen und als dichten Schwarm auf die Kathode zueilen, wo sie sich in großen Mengen ansammeln. Nach wenigen Sekunden ist der übrige Teil des Tropfens vollkommen leer von den Protisten, und nur die kathodische Seite desselben zeigt ein dichtes Gewimmel von ihnen. Hier bleiben sie während der ganzen Dauer des Stromes. Wird nun der Strom geöffnet, so sieht man den ganzen Schwarm wieder die Kathode verlassen und in der Richtung nach der Anode hinüberschwimmen. Diesmal findet keine vollkommene Ansammlung an der Anode statt, sondern ein Teil der Protisten bleibt gleichmäßig im Tropfen zerstreut, anfangs jedoch ohne der Kathode näherzukommen, was erst ganz allmählich einige Zeit nach der Stromöffnung geschieht. Schließlich sind wieder alle Protisten gleichmäßig im Tropfen verteilt."

Hat man spitze Elektroden angewandt, so schwärmen die Paramäcien innerhalb der Stromkurve der Kathode zu (Fig. 125 A). Es entsteht ein Bild, wie wenn Eisenfeilspäne von einem Magneten angezogen werden. „Dabei macht man", wie Verworn bemerkt, „die Beobachtung, daß, nachdem die Paramäcien nach dem negativen Pol hinübergewandert sind, die größte Anhäufung sich hinter, d. h. also jenseits des negativen Pols (vom positiven Pol aus gerechnet), gebildet hat, und daß sich nur wenige an der anderen Seite des Pols aufhalten (Fig. 125 B). Bei Oeffnung des Stroms schwimmen die Protisten in der oben beschriebenen Weise wieder in der Richtung nach dem positiven Pol zurück, und zwar ebenfalls zuerst

mit strenger Innehaltung der Stromkurven, bis allmählich die Bewegung und damit die Verteilung im Tropfen wieder regellos wird." In derselben Weise sind noch andere Infusorien, wie Stentor, Colpoda, Halteria, Coleps, Urocentrum und Flagellaten, wie Trachelomonas, Peridinium galvanotropisch.

Galvanotaxis zeigen auch Amöben. Während sie im ersten Augenblick der Schließung des konstanten Stromes eine Sistierung der Körnchenströmung erfahren, treten dann plötzlich an dem der Kathode zugewandten Ende hyaline Pseudopodien hervor, und indem in derselben Richtung die andere Leibessubstanz nachfließt und immer wieder neue Pseudopodien hervorgestreckt werden, kriechen die Amöben nach der Kathode zu. Bei Umkehr des Stromes kann man auch eine plötzliche ruckweise Umkehr der Körnchenströmung und ein Kriechen nach der entgegengesetzten Richtung beobachten.

Die Bewegung nach der Kathode kann man als negative Galvanotaxis bezeichnen. Wie es nun eine negative und eine positive Phototaxis und Thermotaxis gibt, so läßt sich auch in einzelnen Fällen die

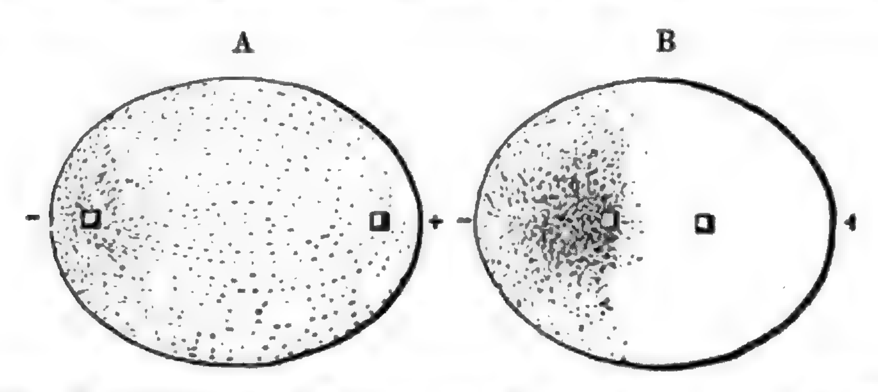


Fig. 125. Bei Schließung des konstanten Stromes schwimmen in einem Wassertropfen (A) alle Paramäcien innerhalb der Stromkurven nach dem negativen Pol und haben nach einiger Zeit sich jenseits des negativen Pols angehäuft (B). Nach VERWORN.

Erscheinung einer positiven Galvanotaxis nachweisen. VERWORN hat sie bei Opalina ranarum, bei einigen Bakterien und Flagellaten, wie Cryptomonas und Chilomonas, beobachtet. Beim Schließen des Stroms wandern die genannten Arten anstatt nach der Kathode nach der Anode hin und sammeln sich daselbst an. Sind in einem Tropfen gleichzeitig ciliate Infusorien und Flagellaten vorhanden, dann eilen sie bei Schließung des konstanten Stromes nach entgegengesetzter Richtung auseinander, so daß schließlich zwei scharf voneinander gesonderte Gruppen zu sehen sind, die Flagellaten an der Anode, die Ciliaten an der Kathode. Wird der Strom nun gewendet, so rücken sie wie zwei feindliche Heere gegeneinander los, bis sie sich wieder an den gegenüberliegenden Polen angesammelt haben. Jede Stromschließung vollzieht in wenigen Sekunden eine scharfe Trennung der vorher in unentwirrbarem Gewimmel vermischten Infusorienformen.

Einen Versuch, die eigentümlichen Erscheinungen des Galvanotropismus zu erklären, hat der Physiker COHEN und A. BARRAT (1905) gemacht; sie haben die Hypothese aufgestellt, daß die Infusorien eine elektrische Ladung erhalten, und zwar bei dem Zustandekommen des kathodischen Galvanotropismus durch Austritt von negativen und Anhäufung von positiven Ionen im Protoplasma.

Digitized by Google

V. Mechanische Reize.

Druck, Erschütterung, Quetschung wirken als Reiz auf das Protoplasma ein. Schwache mechanische Reize bleiben in ihrer Wirkung auf die nächst betroffene Stelle beschränkt; starke Reize breiten sich auf weitere Entfernung aus und haben eine größere und schnellere Wirkung als schwächere. Wenn eine Zelle von Tradescantia oder Chara oder ein Plasmodium von Aethalium erschüttert oder an einer Stelle gedrückt wird, so steht die Körnchenbewegung eine Zeitlang still; an den Protoplasmafäden können sich sogar Anschwellungen und Klumpen bilden, in ähnlicher Weise wie nach Reizung mit dem elektrischen Strom. So kommt es häufig, daß beim Herrichten der Präparate schon durch das Auflegen des Deckgläschens die Protoplasmabewegung zum Stillstand gebracht wird. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt sie dann allmählich wieder zurück.

Amöben und weiße Blutkörperchen ziehen bei heftiger Erschütterung alle ihre Pseudopodien ein und nehmen Kugelgestalt an. Rhizopoden mit schön ausgebreiteten, langen Fäden tun dies oft mit einer solchen

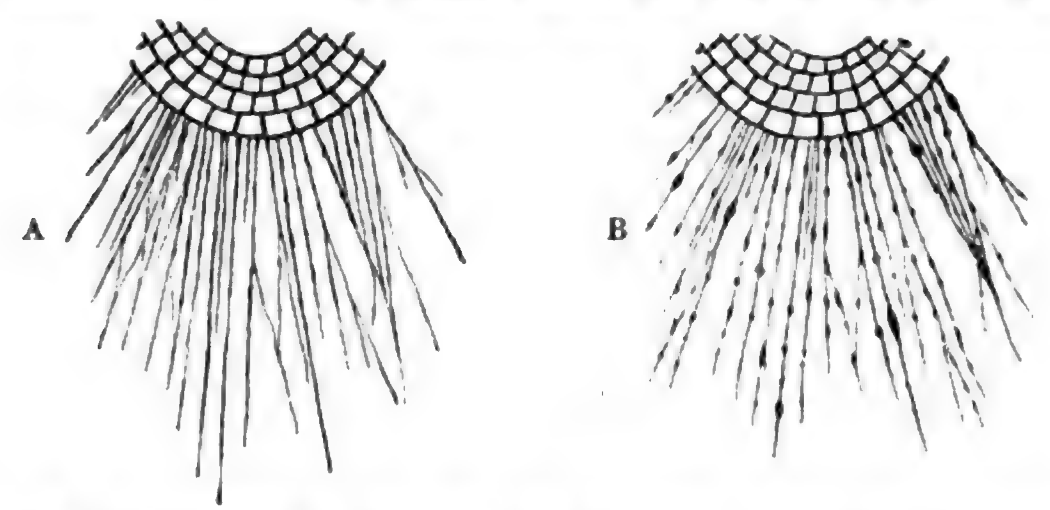


Fig. 126. **Orbitolites. Ein Teil der Oberfläche mit Pseudopodien.** Links ungestört, rechts total durch andauernde Erschütterung gereizt. Nach VERWORN.

Energie, daß die Enden, welche an dem Objektträger kleben, abreißen (VERWORN).

Mit einer feinen Nadel kann man eine einzelne Stelle lokal reizen. Die Wirkung bleibt auf dieselbe beschränkt, wenn der Reiz schwach ist, und äußert sich in einem Variköswerden und einer Verkürzung des Pseudopodium. Starke und wiederholte Reize rufen auch in den nicht direkt getroffenen, benachbarten Pseudopodien Kontraktionserscheinungen hervor (Fig. 126 B).

Für die Nahrungsaufnahme der Rhizopoden ist dies von Bedeutung. Wenn ein Infusor oder irgendein anderes kleines Tier mit einem ausgestreckten Pseudopodium in Berührung kommt, wird es von ihm gleich festgehalten und vom Protoplasma rings umflossen (Fig. 99). Dann wird es, indem sich das Pseudopodium allmählich verkürzt, wobei sich auch noch die benachbarten Fäden eventuell beteiligen, in die zentrale Protoplasmamasse geschafft, wo es verdaut wird.

Bei den Vorticellen, die Kolonien bilden, weil sie durch muskulöse Stiele (Myoide) zu zierlichen Bäumchen verbunden sind, macht sich die geringste Erschütterung oder Berührung gleich in einer plötzlichen und sehr energischen Zusammenziehung aller Stiele bemerkbar. Diese

Digitized by Google

ziehen sich zu einer eng gewundenen Spirale zusammen, die beim Abklingen des Reizes wieder gestreckt wird.

Auch viele andere Lebensverrichtungen der Zelle können noch durch mechanische Reize beeinflußt werden, wenn die Veränderung uns auch häufig weniger wahrnehmbar wird. Viele Arten niederer, im Meere lebender, ein- und mehrzelliger Seetiere (Noktiluken, Salpen, Medusen etc.) reagieren durch Lichtproduktion, durch plötzliches Funkensprühen auf Erschütterungen des Wassers, z. B. durch einen Ruderschlag, und erzeugen so, wenn sie in ungeheueren Mengen die Meeresoberfläche bevölkern, das wunderbare Phänomen des Meerleuchtens. Andere einzellige Organismen (Actinosphaerium, Thalassikolla) scheiden infolge mechanischer Reize eine klebrige, schleimige Substanz auf der Oberfläche ihres Protoplasma ab (Verworn).

VI. Chemische Reize.

Ein lebender Zellkörper kann sich bis zu einem gewissen Grade chemischen Veränderungen seiner Umgebung anpassen. Eine Hauptbedingung dabei ist freilich, daß die Veränderungen nicht plötzlich, sondern allmählich eintreten.

Plasmodien von Aethalium gedeihen in einer 2-proz. Lösung von Traubenzucker, wenn man ihn in langsam steigender Dosis zum Wasser zusetzt (Stahl VII 1884). Würde man sie dagegen gleich aus reinem Wasser in die chemisch veränderte Umgebung bringen, so würde der plötzliche Wechsel den Tod zur Folge haben, und dasselbe würde eintreten, wollte man sie aus der 2-proz. Zuckerlösung gleich in reines Wasser zurückversetzen. Wie man hieraus sieht, muß das Protoplasma Zeit haben, sich, wahrscheinlich durch Zu- und Abnahme seines Wassergehaltes, den veränderten Bedingungen anzupassen.

Meerwasseramöben und Rhizopoden bleiben am Leben, wenn durch allmähliche Verdunstung das in einem offenen Gefäß stehende Meerwasser selbst einen Salzgehalt von 10 Proz. erreicht hat. Süßwasseramöben lassen sich allmählich an 4-proz. Kochsalzlösung gewöhnen, während sie durch plötzlichen Zusatz schon einer 1-proz. Lösung sich zu Kugeln zusammenziehen und mit der Zeit in glänzende Tropfen zerfallen.

Bei der Anpassung an eine neue chemische Umgebung werden die einzelnen Zellkörper mehr oder minder Veränderungen in ihrer Struktur und in ihrer Lebenstätigkeit erfahren. Wenn sich die Reaktion in einer für uns wahrnehmbaren Weise äußert, werden wir von chemischen Reizwirkungen sprechen. Die auf diesem außerordentlich umfangreichen Gebiete zu beobachtenden Erscheinungen fallen ebenfalls wieder verschieden aus, je nachdem das chemische Reizmittel allseitig und gleichmäßig oder nur in einer bestimmten Richtung, also einseitig, auf den Zellkörper einwirkt.

a) Erste Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen.

Um die erste Gruppe der Erscheinungen zu erläutern, soll auf das Verhalten des Protoplasma 1) gegen einzelne Gase und 2) gegen die unter dem gemeinsamen Namen der Anaesthetica oder Narcotica zusammengefaßten Stoffe näher eingegangen werden.

Digitized by Google

1) In den Pflanzenzellen, die nicht eigene Chlorophyllkörner besitzen, wie z. B. in den Staubfadenhaaren von Tradescantia, hört die Bewegung des Protoplasma in kurzer Zeit auf, wenn man sie anstatt in Wasser in einen Tropfen Olivenöl einlegt und dadurch den Luftzutritt abschließt (KÜHNE VII 1864). Nach Entfernung des Oeles kann man die Bewegung allmählich wiederkehren sehen. Man kann die Verlangsamung und schließlich den Stillstand der Protoplasmaströmung auch dadurch hervorrufen, daß man die atmosphärische Luft durch Kohlensäure oder durch Wasserstoff verdrängt. Zur Anstellung derartiger Experimente hat man besondere Objektträger mit Gaskammern konstruiert, durch welche man einen Strom von Kohlensäure oder Wasserstoff hindurchleiten kann. Nach einem Aufenthalt der Pflanzenzellen von 45 Minuten bis 1 Stunde im Kohlensäurestrom ist die Bewegung durchschnittlich überall erloschen; bei Anwendung des Wasserstoffs ist eine etwas längere Zeit dazu erforderlich. Die Lähmung des Protoplasma kann jedoch, wenn sie nicht zu lange Zeit angedauert hat, stets durch Sauerstoffzufuhr wieder aufgehoben werden. „Offenbar bindet das lebendige Protoplasma den Sauerstoff der Umgebung chemisch, und wird die so entstandene feste Sauerstoffverbindung, von der unter normalen Verhältnissen in jedem Protoplasmakörper ein gewisser Vorrat angenommen werden muß, während der Bewegungen beständig zerstört, vermutlich unter Abspaltung von Kohlensäure" (ENGELMANN V 1879). Entziehung von Sauerstoff wirkt daher lähmend auf die Reizbarkeit und überhaupt auf jede Lebenstätigkeit des Protoplasma ein.

2) Einen deutlich ausgesprochenen Einfluß auf die Lebenstätigkeit der Zelle haben die Anaesthetica: Chloroform, Morphium, Chloralhydrat etc. Es wirken diese Stoffe nicht nur, wie man häufig glaubt, auf das Nervensystem ein, sondern ebensogut auch auf jedes Protoplasma. Die Wirkungsweise ist nur eine graduell verschiedene; es wird die Reizbarkeit der Nervenzellen früher und rascher als die Reizbarkeit des Protoplasma herabgesetzt und endlich aufgehoben. Auch wird bei der medizinischen Verwendung der Narcotica beim Menschen nur eine Einwirkung auf das Nervensystem angestrebt, da eine tiefere Narkose der Elementarteile einen Stillstand des Lebensprozesses und also den Tod zur Folge haben würde. Daß aber die Reizbarkeit des Protoplasma im Pflanzen- und Tierreich ohne bleibenden Schaden vorübergehend aufgehoben werden kann, wird aus folgenden Beispielen klar hervorgehen:

Die Sinnpflanze oder Mimosa pudica (Fig. 127) ist gegen Berührung sehr empfindlich. Wenn die Fiederblättchen etwas erschüttert werden, so klappen sie sofort paarweise zusammen. Zugleich senken sich die Blattstiele erster und zweiter Ordnung aus der aufgerichteten Stellung nach abwärts herab. Infolge einer besonderen Art von Reizfortleitung, welche bei dieser Pflanze gewissermaßen die Rolle des tierischen Nerven übernimmt, schlagen bei einer Berührung, je nach ihrer Stärke, nicht nur die unmittelbar betroffenen Blätter, sondern auch die Blätter desselben Zweiges, eventuell sogar der ganzen Pflanze zusammen, wobei gewisse, hier nicht näher zu besprechende, mechanische Einrichtungen in Wirksamkeit treten. Um nun den Einfluß der Anaesthetica zu studieren, stelle man eine mit voller Reizbarkeit ausgestattete Sinnpflanze unter eine Glasglocke und lege noch, wenn sie ihre Blätter vollständig ausgebreitet hat, einen mit Chloroform oder Aether durchtränkten Schwamm darunter (CLAUDE BERNARD I 1885).

Nach einer halben Stunde etwa hat das Protoplasma durch die Chloroform- oder Aetherdämpfe seine Reizbarkeit eingebüßt. Nach Entfernung der Glocke kann man die normal ausgebreiteten Blättchen berühren, sogar heftig quetschen oder abschneiden, ohne daß eine Reaktion eintritt: der Erfolg ist derselbe wie bei einem mit Nerven versehenen, höheren Geschöpf. Und trotzdem ist das Protoplasma, vorausgesetzt, daß der Versuch mit der nötigen Vorsicht angestellt worden ist, nicht abgestorben. Denn nachdem die Sinnpflanze einige Zeit in frischer Luft zugebracht hat, schwindet allmählich die Narkose; erst schlagen einzelne Blättchen bei kräftiger Berührung noch langsam zusammen, endlich ist die volle Reizbarkeit wieder zurückgekehrt.

In derselben Weise lassen sich Eier- und Samenfäden in Narkose versetzen. Als OSCAR und RICHARD HERTWIG (VII 1887) lebhaft bewegliche Samenfäden von Seeigeln in eine mit Meerwasser hergestellte 0,5-proz. Lösung von Chloralhydrat brachten, wurde

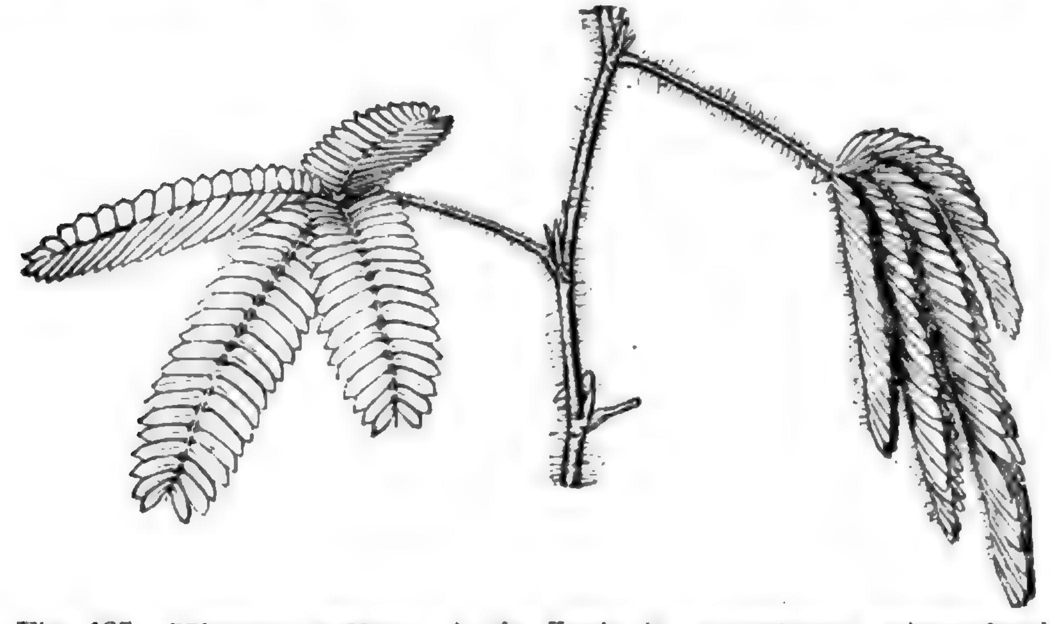


Fig. 127. **Mimosa pudica.** A ein Zweig in ungestörtem, reizempfänglichem Zustand. B ein Zweig desselben Stengels in gereiztem Zustand. Nach DETMER, aus VERWORNS allgem. Physiologie.

ihre Bewegung schon nach 5 Minuten vollständig aufgehoben, kehrte indessen, nachdem reines Meerwasser zugesetzt worden war, sehr rasch wieder. Auch befruchteten die durch den vorübergehenden Aufenthalt in 0,5-proz. Chloral gelähmten Samenfäden, als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, fast ebenso gut als frischer Samen. Nach halbstündiger Einwirkung der Chlorallösung wurde die dadurch hervorgerufene Lähmung der Samenfäden eine stärkere und hielt längere Zeit auch nach Entfernung des schädigenden Mittels an. Erst nach einigen Minuten begannen einzelne Samenfäden schlängelnde Bewegungen, die bald lebhafter wurden. Als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, waren diese nach 10 Minuten zwar noch nicht befruchtet, obwohl auf ihrer Oberfläche schon viele Samenfäden sich festgesetzt hatten und bohrende Bewegungen ausführten; aber schließlich blieb auch hier die Befruchtung und normale Teilung der Eier nicht aus.

Im Gegensatz zu der lähmenden Wirkung des Chloralhydrats regt Strychnin nach den Untersuchungen von O. und R. HERTWIG die Beweglichkeit der Spermatozoen an. Ebenso bewegen sich die Samen-

fäden des Seeigels in einer 0,25-proz. Nikotinlösung tumultuarisch. Sobald sie aber aus der Nikotinlösung in reines Meerwasser gelangen, läßt die gesteigerte Beweglichkeit äußerst rasch nach und geht bald in Starrheit über. Nikotin wirkt also als Anregemittel auf die Samenfäden; sobald aber der Reiz durch Verdünnung der Lösung mit Meerwasser aufhört, tritt Unbeweglichkeit ein. Aehnlich, wenn auch nicht so ausgesprochen, ist die Wirkung des Alkohols. Dagegen läßt nach den Forschungen von Oscar sowie von G. und P. Hertwig das Methylenblau in 0,05-proz. Lösung die Beweglichkeit der Samenfäden fast ganz unbeeinflußt, schädigt dagegen in höchstem Maße die Kernsubstanz der Samenfäden.

Wie bei den Samenfäden, läßt sich auch bei den Eiern die Reizbarkeit durch eine 0,2—0,5-proz. Lösung von Chloralhydrat, Morphium, Nikotin und von ähnlichen Substanzen beeinflussen, was sich dann bei Zusatz von Samenflüssigkeit in einer Veränderung des normalen Befruchtungsprozesses zu erkennen gibt. Denn während normalerweise nur ein einziger Samenfaden in das Ei eindringt und sofort die Bildung einer festen Dotterhaut veranlaßt, durch welche das Nachdringen weiterer Samenfäden unmöglich gemacht wird, tritt bei Eiern, die mit einer

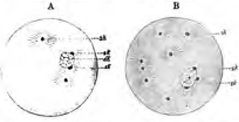


Fig. 128. A und B. Eier von Strongylocentrotus lividus, die in einer Nikotinlösung (1 Tropfen Extrakt auf 200 ccm Wasser) 10 Minuten gelegen, mit Samen befruchtet und darauf 15 Minuten nach der Befruchtung abgetötet worden sind. Nach O. und R. Hertwig.

der oben genannten chemischen Agentien behandelt sind (Fig. 128), Mehrfachbefruchtung ein. Dabei kann festgestellt werden, daß je nach dem Grade der Chloralwirkung, je nach der Dauer der Einwirkung und der Konzentration der Lösung, die Zahl der Samenfäden steigt, welche in das Ei gelangt sind, ehe durch Abscheidung der Dotterhaut der Weg für weitere Eindringlinge verlegt ist. Offenbar ist durch den chemischen Eingriff die Reaktionsfähigkeit des Eiplasma herabgesetzt, so daß der normale, durch einen Samenfaden ausgeübte Reiz nicht mehr genügt, sondern durch das Eindringen von 2, 3 und mehr Samenfäden, in entsprechender Weise gesteigert werden muß, um das Ei zur Membranbildung anzuregen.

Ein letztes Beispiel wird uns endlich noch zeigen, daß auch chemische Prozesse in der Zelle durch Narkotisieren eine Hemmung erfahren können. Wie bekannt, rufen die Spaltpilze, welche die Bierhefe bilden, Saccharomyces cerevisiae, in einer Zuckerlösung alkoholische Gärung hervor, wobei Bläschen von Kohlensäure in der Flüssigkeit aufsteigen. Als Claude Bernard (I 1885) eine Zuckerlösung mit Chloroformwasser oder Aetherwasser versetzte und dann Bierhefe hinzufügte, trat keine Gärung auch unter sonst günstigen Bedingungen ein. Als darauf die Hefepilze von der Chloroformlösung abfiltriert, mit reinem Wasser ausgewaschen und in reine Zuckerlösung gebracht wurden, riefen sie in kurzer Zeit wieder Gärung hervor; sie

Digitized by Google

hatten also das Vermögen, Zucker in Alkohol und Kohlensäure umzuwandeln, welches durch Chloroform- und Aetherwirkung vorübergehend aufgehoben war, wiedererhalten.

In ähnlicher Weise kann die Chlorophyllfunktion der Pflanzen und die mit ihr zusammenhängende Abscheidung von Sauerstoff und die Bildung von Stärke durch Chloroform (Claude Bernard) oder das Meerleuchten der Noktiluken durch Zutritt von Alkoholdämpfen zum Meerwasser (Massart) zum Aufhören gebracht werden. Man vergleiche auch die durch chemische Lösungen hervorgerufene „Stimmung der Zelle“ (p. 181).

b) Zweite Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen. Chemotaxis.

Sehr interessante und mannigfaltige Reizerscheinungen werden hervorgerufen, wenn chemische Substanzen nicht allseitig, wie in den eben betrachteten Fällen, sondern nur einseitig, in einer bestimmten Richtung, den Zellkörper treffen. Dieser kann dadurch zu Formveränderungen und zu Bewegungen nach einer bestimmten Richtung veranlaßt werden. Die Erscheinungen hat man unter dem Namen der Chemotaxis (Chemotropismus) zusammengefaßt.

Die chemotaktischen Bewegungen können entweder nach der Reizquelle zu gerichtet oder im Gegenteil von ihr abgewandt sein. Im ersten Falle wirken die chemischen Substanzen anziehend, im zweiten abstoßend auf die Protoplasmakörper ein. Es hängt dies teils von der chemischen Natur des Stoffes, teils auch von der Eigenart der dem Versuch dienenden Plasmaart, teils auch von dem Konzentrationsgrad der chemischen Substanz ab. Ein Stoff, der in geringerer Konzentration anziehend wirkt, kann in stärkerer Konzentration abstoßen. Es liegen hier ähnliche eigentümliche Verschiedenheiten vor, wie bei der Einwirkung gedämpften und starken Lichtes. Ebenso wie die Phototaxis eine positive und eine negative sein kann, ist auch eine positive und eine negative Chemotaxis unterschieden worden.

Zuerst werden wir in diesem Abschnitt die Einwirkung von Gasen, alsdann von Lösungen in das Auge fassen und uns dabei mit einigen sinnreichen Methoden bekannt machen, welche wir besonders dem Botaniker Pfeffer (VII 1886) verdanken.

1. Gase.

Ein gutes chemisches Lockmittel für freibewegliche Zellen ist der Sauerstoff, wie namentlich die Experimente von Stahl, Engelmann und Verworn lehren.

Stahl hat mit Plasmodien von Aethalium septicum experimentiert (VII 1884). Er füllte einen Glaszylinder zur Hälfte mit ausgekochtem Wasser, das er zum Luftabschluß mit einer sehr dünnen Oelschicht bedeckte, und legte an die Wand des Zylinders einen Streifen Filtrierpapier, auf dem sich ein Plasmodium ausgebreitet hatte, in der Weise, daß die Hälfte in das Wasser tauchte. Schon nach kurzer Zeit verdünnten sich die im sauerstofffreien Wasser befindlichen Protoplasmastränge, und bald war alles Protoplasma über die Oelschicht, die auf das Plasmodium sonst nicht schädigend einwirkt, emporgewandert nach dem oberen Teile des Zylinders, wo der Sauerstoff der Luft zutreten konnte. Man kann den

zed by Google

Versuch auch in der Weise anstellen, daß man ein Plasmodium in einen mit ausgekochtem Wasser ganz gefüllten Zylinder bringt, die Oeffnung mit einem durchlöcherten Kork schließt und den Zylinder mit der Oeffnung nach unten in einen mit frischem Wasser gefüllten Teller stellt. Bald ist das Plasmodium durch die feinen Löcher des Korks hindurch dem sauerstoffreicheren Medium entgegengewandert.

Interessante Untersuchungen über den richtenden Einfluß des Sauerstoffes auf die Bewegungen der Bakterien hat ENGELMANN (VII 1881) angestellt und gezeigt, daß man manche Bakterienformen als ein sehr feines Reagens zum Nachweis sehr geringer Sauerstoffmengen benutzen kann. Wird in eine Flüssigkeit, die gewisse Bakterien enthält, eine kleine Alge oder Diatomee gebracht, so ist sie in kurzer Zeit von einer dichten Hülle von Bakterien umgeben, die durch den bei der Chlorophylltätigkeit frei werdenden Sauerstoff angezogen werden.

VERWORN (VII 1889) sah eine Diatomee von einem Wall bewegungslos liegender Spirochäten eingeschlossen, die im übrigen Teil des Präparates fast ganz fehlten (Fig. 129). Plötzlich bewegte sich die Diatomee eine Strecke weit aus dem Bakterienhaufen heraus. Die Spirochäten, welche so von ihrer Sauerstoffquelle im Stich gelassen waren, lagen zunächst einige Augenblicke ruhig, fingen aber bald darauf an, sich lebhaft zu bewegen und in dichten Scharen wieder zu der Diatomee hinüberzuschwimmen. In 1—2 Minuten waren fast alle wieder um sie versammelt und blieben bewegungslos an ihr liegen.

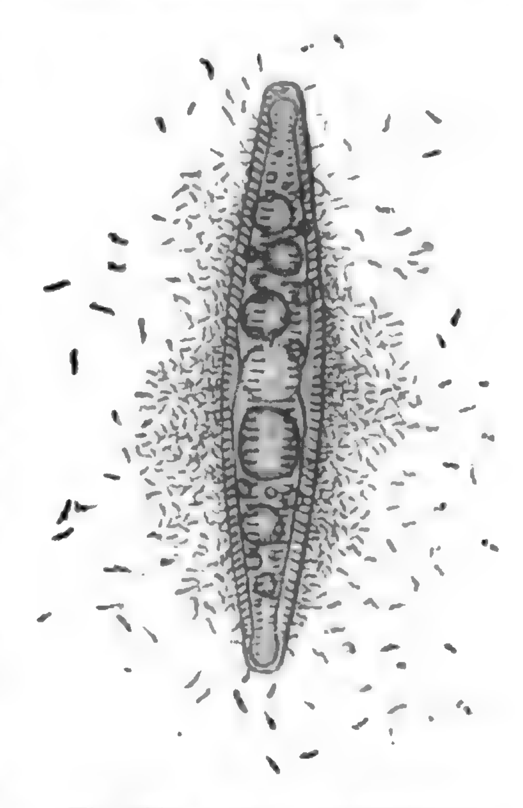


Fig. 129. **Eine große Diatomee (Pinnularia) von einem Haufen von Spirochaete plicatilis umgeben.** Nach VERWORN.

Aus der Reizwirkung des Sauerstoffes erklärt es sich auch, daß man an mikroskopischen Präparaten nach einiger Zeit fast alle Bakterien, Flagellaten und Infusorien an den Rändern des Deckgläschens oder um Luftblasen, die sich im Wasser befinden, angesammelt sieht.

Einen recht lehrreichen Versuch teilt VERWORN (VII 1889) mit. Man bringe eine große Menge Paramäcien in ein mit sauerstoffarmem Wasser gefülltes Reagensglas, das man umgekehrt über Quecksilber aufstellt. Bald beginnen die Flimmerbewegungen infolge des Mangels an Sauerstoff langsam zu werden. Wenn man jetzt eine Blase reinen Sauerstoffes von unten her in das Reagensglas hineinläßt, so sieht man dieselbe schon nach wenigen Sekunden von einer dicken, weißen Hülle von Paramäcien umgeben, „die, von Sauerstoffdurst getrieben, wild auf die Sauerstoffblase losstürmen“.

2. Flüssigkeiten.

Ueber die Reizwirkungen von flüssigen Substanzen liegen systematische Untersuchungen von STAHL und PFEFFER vor.

Digitized by Google

Stahl (VII 1884) hat als Untersuchungsobjekt auch hier wieder die Lohblüte benutzt. Auf diese kann schon einfaches Wasser als Reiz wirken, eine Erscheinung, die Stahl als positiven und negativen Hydrotropismus beschrieben hat. Ein gleichmäßig auf einen Streifen feuchten Filtrierpapiers ausgebreitetes Plasmodium zieht sich stets, wenn das Papier auszutrocknen beginnt, nach den Stellen zurück, welche noch am feuchtesten geblieben sind. Wenn man während des Austrocknens über das Papier senkrecht einen mit Gelatine bestrichenen Objektträger in 2 mm Abstand anbringt, so erheben sich an dieser Stelle, durch den von der Gelatine ausgehenden Wasserdampf angezogen, einzelne Aeste vom Plasmodiumnetz senkrecht in die Höhe, bis sie die Gelatine erreichen und sich auf ihr ausbreiten; nach wenigen Stunden kann so das ganze Plasmodium auf die feuchtere Unterlage hinübergewandert sein. Zur Zeit, wo sich die Myxomyceten zur Fruchtbildung anschicken, tritt an Stelle des positiven der negative Hydrotropismus. Die Plasmodien suchen jetzt im Gegenteil die trockensten Stellen ihrer Umgebung auf und weichen vor feuchten Gelatinestückchen und angefeuchtetem Filtrierpapier, das man in ihre Nähe bringt, zurück. Die Erscheinungen des Hydrotropismus findet leicht ihre Erklärung darin, daß das Protoplasma ein gewisses Quantum von Imbibitionswasser enthält, welches in gewissen Graden schwanken und auch während der Entwicklung des Zellkörpers zu- und abnehmen kann. Je reichlicher das Protoplasma vom Imbibitionswasser durchtränkt ist, um so lebhaftere Bewegungen wird es im allgemeinen zeigen. Während der vegetativen Periode hat das Plasmodium von Aethalium die Neigung, seinen Wassergehalt zu erhöhen und wird sich daher nach der Wasserquelle zu bewegen; beim Eintritt in die Fortpflanzungsperiode dagegen flieht es die Feuchtigkeit, weil bei der Sporenbildung der Wassergehalt des Protoplasma vermindert wird.

Manche chemische Substanzen wirken anziehend, andere abstoßend auf Plasmodien ein. Wenn man ein auf feuchtem Substrat ausgebreitetes Netz von Aethalium mit einer Filtrierpapierkugel in Berührung bringt, die von einem Lohaufguß durchtränkt ist, so kriechen alsbald einzelne Plasmastränge nach der Nahrungsquelle hin; schon nach wenigen Stunden sind alle Zwischenräume der Papierkugel vom Schleimpilz durchsetzt. — Um den negativen Chemotropismus zu studieren, bringe man an den Rand eines auf feuchtem Filtrierpapier ausgebreiteten Schleimpilzes einen Kochsalzkristall oder Salpeter oder einen Tropfen Glyzerin. Man wird dann sehen, wie sich unter dem Reiz der im Filtrierpapier sich ausbreitenden konzentrierten Salz- oder Glyzerinlösung das Protoplasma von der Reizquelle in immer größerem Umkreise zurückzieht. So besitzen die leicht zerstörbaren, nackten Plasmodien die wunderbare Fähigkeit, auf der einen Seite schädlichen Substanzen aus dem Wege zu gehen, auf der anderen Seite ihr Substrat nach allen Richtungen zu durchsuchen und die ihnen zusagenden Stoffe aufzunehmen. „Trifft nämlich irgendeiner der zahlreichen Zweige eines Plasmodium zufällig auf einen an Nährstoffen reichen Boden, so erfolgt sofort ein Zufluß des Plasma nach der begünstigten Stelle.“

In bahnbrechenden Untersuchungen hat Pfeffer (VII 1886) die Chemotaxis kleiner, freibeweglicher Zellen, wie Samenfäden, Bakterien, Flagellaten, Infusorien, genauer erforscht und dabei ein sehr einfaches und sinnreiches Verfahren angewandt. Pfeffer nimmt feine Glaskapillaren, die 4—12 mm lang, an einem Ende zugeschmolzen sind und an dem anderen Ende eine Mündung

Digitized by

von 0,03—0,15 mm im Lichten je nach der Größe der zu untersuchenden Organismen besitzen. Dieselben werden etwa ein Drittel oder zur Hälfte mit dem Reizmittel gefüllt, während der nach dem zugeschmolzenen Ende befindliche Raum noch Luft enthält.

Um die Gebrauchsweise zu erläutern, diene Aepfelsäure, in welcher PFEFFER ein Reizmittel entdeckt hat, das die Samenfäden der Farne in hohem Grade anlockt und wahrscheinlich zu diesem Zwecke auch in der Natur von den Archegonien ausgeschieden wird. — Eine Kapillare, die mit 0,01 Proz. Aepfelsäure angefüllt ist, wird nach sorgfältiger Reinigung ihrer Oberfläche in einen Tropfen Wasser, in dem sich viele Samenfäden der Farne befinden, vorsichtig hineingeschoben. Bei 100- bis 200-facher Vergrößerung wird man dann sehen, wie sofort einzelne Samenfäden nach der Oeffnung der Kapillare zusteuern, von welcher die Aepfelsäure in das Wasser zu diffundieren beginnt. Sie dringen alsbald in die Kapillare selbst ein; ihre Zahl nimmt rasch zu und ist in 5—10 Minuten auf viele Hunderte gestiegen. Nach einiger Zeit sind fast sämtliche Samenfäden mit Ausnahme weniger Exemplare in das Glasröhrchen hineingeschlüpft.

Wenn man in der angegebenen Weise eine Prüfung mit verschiedenen Konzentrationsgraden der Aepfelsäure vornimmt, so ergibt sich ein ähnliches Gesetz wie bei der Einwirkung verschiedener Wärmegrade auf die Protoplasmaströmung. Von einem gewissen Minimalwert an, der bei 0,001 Proz. liegt und den man als Schwellenwert bezeichnet (vgl. p. 157), wächst die anziehende Wirkung mit zunehmender Konzentration der Lösung bis zu einem bestimmten Punkt, dem Optimum oder Maximum des Reizerfolges; bei weiterer Zunahme der Konzentration nimmt erst die Anziehung ab, und hier endlich tritt ein Moment ein, wo die positive in die negative Chemotaxis umschlägt. Die stark konzentrierte Lösung wirkt geradezu entgegengesetzt und stößt die Samenfäden von sich ab. Wie gering die Menge der Aepfelsäure ist, durch welche schon ein Reizerfolg erzielt werden kann, wird man am besten daraus ersehen, daß in einem Röhrchen mit einer 0,001-proz. Lösung sich nur 0,0000000284 mg oder der 35millionste Teil eines Milligramm Aepfelsäure befindet.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, muß der chemische Reiz, um eine bestimmte Bewegungsrichtung bei einzelligen Organismen hervorzurufen, nur einseitig oder wenigstens von einer Seite intensiver einwirken. Das ist nun auch in den mitgeteilten Experimenten der Fall; denn indem aus der Kapillarmündung die Aepfelsäure in die Umgebung diffundiert, geraten die Samenfäden, wenn sie zur Kapillaröffnung und wenn sie dann weiter durch dieselbe in der Röhre vordringen, in Lösungen von allmählich steigender Konzentration. Durch die Diffusion wird eine ungleiche Verteilung des Reizmittels um den Körper der Samenfäden hergestellt; „erst durch Konzentrationsunterschiede wirkt die Aepfelsäure als ein die Bewegungsrichtung bestimmender Reiz".

In einer homogenen Lösung bleiben die Samenfäden, wie nicht anders zu erwarten ist, gleichmäßig verteilt; doch wird auf sie auch unter diesen Verhältnissen eine spezifische Reizwirkung ausgeübt; sie ist allerdings nur auf indirektem Wege, und zwar daran zu erkennen, daß gewissermaßen die Stimmung der Zellen gegen Aepfelsäure eine Aenderung erfahren hat (vgl. auch p. 156, 165—166).

Hier bietet sich uns zugleich die beste Gelegenheit, den Sinn und die Bedeutung des WEBER-FECHNERschen Gesetzes, welches schon in

Digitized by Google

der Einleitung zum siebenten Kapitel (p. 167) eine allgemeine Besprechung gefunden hat, auf der Grundlage der ausgezeichneten Experimente von PFEFFER an einem lehrreichen Beispiel noch genauer zu erläutern und dem Verständnis dadurch näher zu bringen: Das Gesetz lautet: „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung oder die Reaktion in arithmetischer Progression." Wenn der Experimentator zu der Flüssigkeit, in welcher sich die Samenfäden der Farne befinden, etwas Aepfelsäure hinzugefügt und gleichmäßig verteilt, so daß eine 0,0005-proz. Lösung entsteht, so wirkt eine 0,001-proz. Aepfelsäure in einer Kapillarröhre, die zum Einfangen dienen soll, nicht mehr anlockend, wie es der Fall war zur Zeit, als die Samenfäden in reinem Wasser waren. Vielmehr muß jetzt die Kapillarflüssigkeit zur Erreichung des Schwellenwertes 0,015 Proz. und bei einem Gehalt des Wassers von 0,05 Proz. Aepfelsäure 1,5 Proz. von diesem Reizmittel enthalten; oder allgemeiner ausgedrückt: die Lösung in der Kapillare muß 30mal soviel Aepfelsäure enthalten als die Außenflüssigkeit, aus welcher die Samenfäden eingefangen werden sollen. Die Reizempfänglichkeit oder Reizstimmung der Samenfäden verändert sich also, wenn sie in einem Medium verweilen, das schon eine bestimmte Menge der Substanz enthält, die als Reizmittel dienen soll. Man kann sie so auf künstlichem Wege auf der einen Seite unempfänglich machen gegen schwache Lösungen von Aepfelsäure, die unter veränderten Bedingungen als gutes Reizmittel wirken, auf der anderen Seite können sie reizempfänglich gemacht werden gegen stärker konzentrierte Aepfelsäurelösungen, welche in reinem Wasser befindliche Samenfäden abstoßen.

Wie gegen Licht, verhalten sich die einzelnen Zellkörper auch gegen chemische Stoffe sehr verschieden. Aepfelsäure, welche die Samenfäden von Farnen kräftig anlockt, erweist sich für Samenfäden der Laubmoose völlig wirkungslos. Für diese ist wieder Rohrzucker von 0,1 Proz. ein Reizmittel. Samenfäden endlich von Lebermoosen und Characeen reagieren auf keinen von diesen Stoffen. Eine 1-proz. Lösung von Fleischextrakt oder von Asparagin hat eine kräftige anziehende Wirkung auf Bacterium termo und Spirillum undula und manche andere einzellige Organismen. Schon nach 2—5 Minuten hat sich ein förmlicher Pfropf von Bakterien an der Mündung eines Kapillarröhrchens angesammelt, das in einen bakterienhaltigen Wassertropfen geschoben wird.

Wegen des ungleichen Verhaltens der Zellkörper gegen chemische Reize läßt sich die von PFEFFER ausgebildete Methode, welche sich verschiedenartig modifizieren läßt, nicht nur zum Einfangen entsprechend empfindlicher Organismen, sondern auch zur Trennung einzelner Arten in Gemischen verwenden, ähnlich wie die Galvanotaxis (p. 172) und Phototaxis (p. 166). Mit Lockmitteln versehene Glasröhrchen lassen sich, in Flüssigkeiten getaucht, als Bakterienfalle und Infusorienfalle benutzen.

Ferner ergibt sich aus den mitgeteilten Experimenten, daß chemisch besonders empfindliche Organismen gewissermaßen als Reagentien benutzt werden können, um die Gegenwart von Stoffen, die als Reiz wirken, nachzuweisen. So sind nach ENGELMANN (VII 1881) gewisse Spaltpilze ein ausgezeichnetes Reagens für Sauerstoff; denn schon der trillionste Teil eines Milligramms genügt, um sie anzulocken.

Nicht alle Stoffe, die anlockend wirken, haben einen Nährwert für die Organismen oder sind ihnen unschädlich; manche führen sogar als-

Digitized by Google

bald zur Vernichtung der angelockten Organismen, wie salizylsaures Natron, salpetersaures Strychnin oder Morphium. Indessen haben die meisten Stoffe, die schädlich auf den Protoplasmakörper einwirken, auch eine abstoßende Wirkung auf ihn, so die meisten sauren und alkalischen Lösungen. Zitronensäure und Natriumkarbonat wirken schon in 0,2-proz. Konzentration deutlich abstoßend. Im allgemeinen und unter der obigen Einschränkung läßt sich daher immerhin sagen, daß durch den positiven Chemotropismus die Organismen in den Stand gesetzt werden, ihnen zusagende Stoffe aufzusuchen, während sie infolge des negativen Chemotropismus schädlichen Stoffen ausweichen.

Die Erscheinungen der Chemotaxis sind von großer Bedeutung auch für das Verständnis vieler Vorgänge im Körper der Wirbeltiere und des Menschen. Auch hier gibt es Zellen, welche auf chemische Reize durch bestimmt gerichtete Bewegungen und Ortsveränderungen reagieren. Es sind dies die weißen Blutkörperchen und die Lymphzellen (die Leukocyten und Wanderzellen). Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten ist durch Versuche von Leber (VII 1888 und 1891), Massart und Bordet (VII 1890, 1891), Steinhaus (VII 1889), Gabritschevsky (VII 1890) und anderen festgestellt worden. Wenn man nach dem Verfahren von Pfeffer feine Kapillarröhrchen mit einer kleinen Menge „entzündungserregender Substanz“ füllt und in die vordere Augenkammer oder in den Lymphsack des Frosches einführt, so füllen sie sich in kurzer Zeit mit einer beträchtlichen Menge von Lymphkörperchen, während Röhrchen mit destilliertem Wasser nicht die gleiche Wirkung äußern. In das Unterhautbindegewebe gebracht, rufen die Röhrchen Auswanderung der Leukocyten (Diapedesis) aus den nächst angrenzenden Kapillargefäßen und unter Umständen Eiterbildung hervor.

Unter den entzündungserregenden Substanzen stehen in erster Reihe obenan viele Mikroorganismen und ihre Stoffwechselprodukte. So erwies sich bei den Versuchen von Leber namentlich ein Extrakt von Staphylococcus pyogenes sehr wirksam. Dadurch greift die Lehre von der Chemotaxis in die Lehre der durch pathogene Mikroorganismen erzeugten Krankheiten bedeutungsvoll ein. Erst durch genaue Kenntnis der Chemotaxis werden viele wechselvolle Erscheinungen, die uns das Studium der Infektionskrankheiten darbietet, verständlich gemacht. Es kann nun wohl von vornherein keinem Zweifel unterliegen, daß, wenn die Leukocyten überhaupt durch chemische, von Mikroorganismen erzeugte Substanzen in einen Reizzustand versetzt werden können, dies nach ähnlichen Gesetzen wird geschehen müssen, wie sie für die Zelle im Allgemeinen haben festgestellt werden können. Positive und negative Chemotaxis, Reizschwelle, Veränderung der Reizschwelle durch gleichmäßige Verteilung des Reizmittels, Reiznachwirkung werden auch auf diesem Gebiete in Betracht kommen.

So gestaltet sich denn die Beziehung der Leukocyten zu den als Reiz wirkenden Substanzen zu einem komplizierten Prozeß, der je nach den vorliegenden Bedingungen sehr verschieden ausfallen kann. Denn die von den Mikroorganismen ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte werden je nach ihrer Natur und je nach ihrer Konzentration bald eine anziehende, bald eine abstoßende Reizwirkung ausüben müssen. Außerdem aber wird die Einwirkung sich noch verändern, wenn die Stoffwechselprodukte der Mikroorganismen sich nicht nur am Ort ihrer Entstehung in den erkrankten Gewebspartien vorfinden und von da aus die

Digitized by Google

Leukocyten reizen, sondern auch noch im Blutstrom selbst in gleichmäßiger Verteilung enthalten sind. Dann werden, wie es bei dem Beispiel mit den Samenfäden und der Aepfelsäure der Fall war (p. 181, 182), die im Blut gleichmäßig verteilten bakteriellen Stoffwechselprodukte die Reaktionsweise der Leukocyten gegen die am Orte der Erkrankung angehäuften Stoffwechselprodukte modifizieren. Hierbei muß das relative Verhältnis der hier und dort vorhandenen wirksamen Substanz den Ausschlag geben.

Wie ich in einer kleinen, gemeinverständlichen Schrift: „Ueber die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung, eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselprodukte“ (VII 1891) nachzuweisen versucht habe, scheinen sich mir durch Berücksichtigung dieser Verhältnisse viele interessante Erscheinungen erklären zu lassen, welche durch französische Forscher, Roger, Charrin, Bouchard (VII 1891) etc. bei ihren verschiedenartigen Experimenten mit den Stoffwechselprodukten des Bacillus pyocyaneus, des Milzbrandbacillus etc. und durch Koch bei seiner Tuberkulintherapie beobachtet worden sind.

Digitized by Google

ACHTES KAPITEL.

Die Lebenseigenschaften der Zelle.

IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung.

Geschichte der Zellenentstehung.

Eine der wichtigsten Eigenschaften der Zelle, durch welche die Erhaltung und Vervielfältigung des Lebens überhaupt erst ermöglicht wird, ist ihre Fähigkeit, neue Gebilde ihresgleichen zu erzeugen. Wie durch zahllose Beobachtungen immer sicherer gezeigt worden ist, entstehen neue Elementarorganismen nur in der Weise, daß Mutterzellen auf dem Wege der Selbstteilung in zwei oder mehr Tochterzellen zerlegt werden. (Omnis cellula e cellula.) Dieser für die Erkenntnis des Lebens grundlegende Satz ist nach mühsamer Arbeit auf mannigfachen Umwegen und nach vielfachen Irrungen erreicht worden.

Schon Schleiden (I 1838) und Schwann (I 1839) legten sich bei Ausarbeitung ihrer Theorien die sich naturgemäß aufdrängende Frage vor: In welcher Weise bilden sich neue Zellen? Ihre Antwort, die sie auf Grund sehr lückenhafter und ungenauer Beobachtungen gaben, war eine verfehlte; sie ließen die Zellen, die sie mit Vorliebe Kristallen verglichen, wie diese in einer Mutterlauge entstehen. Die Flüssigkeit im Innern einer Pflanzenzelle bezeichnete Schleiden als Cytoblastem, als Keimstoff, als eine Art Mutterlauge. In dieser sollten sich junge Zellen in der Weise entwickeln, daß sich zuerst ein festes Körnchen, der Nucleolus des Kerns, bildet, daß darauf um ihn sich eine Substanzschicht niederschlägt und, indem Flüssigkeit zwischen beide dringt, zur Kernmembran wird. Der Kern ist wieder der Organisationsmittelpunkt für die Zelle, daher er auch Cytoblast genannt wird. Es wiederholt sich derselbe Prozeß wie bei der Bildung des Kerns um den Nucleolus. Um den Cytoblast scheidet sich durch Niederschlag aus dem Zellsaft eine Membran aus; sie liegt ihm anfangs dicht auf, entfernt sich aber dann von ihm, indem wieder Flüssigkeit zwischen beide eindringt.

Schwann (I 1839) adoptierte die Schleidensche Theorie und verfiel dabei in einen zweiten, noch größeren Irrtum. Er ließ nämlich die jungen Zellen nicht allein im Innern von Mutterzellen, wie es Schleiden tat, ihren Ursprung nehmen, sondern auch außerhalb von ihnen in einem organischen Stoff, welcher bei den Tieren als Intercellularsubstanz in manchen Geweben vorgefunden wird, und welchen er ebenfalls als Cytoblastem bezeichnete. Schwann lehrte also freie Zellbildung sowohl innerhalb als außerhalb von Mutterzellen, eine wahre Urzeugung von Zellen aus formlosem Keimstoff.

Digitized by Google

Das waren schwere, fundamentale Irrtümer, von denen sich am raschesten die Botaniker losgesagt haben. Durch MOHL (VIII 1835, 1837), UNGER und besonders durch die vorzüglichen Untersuchungen NÄGELIS (VIII 1845) konnte schon im Jahre 1846 ein allgemeines Gesetz formuliert werden. Nach diesem Gesetz bilden sich neue Pflanzenzellen stets nur aus bereits vorhandenen, und zwar in der Weise, daß Mutterzellen durch einen Teilungsakt, wie ihn MOHL zuerst beobachtet hat, in zwei oder mehrere Tochterzellen zerfallen.

Viel hartnäckiger hat sich die Lehre von der Urzeugung der Zellen aus einem Cytoblastem in der tierischen Gewebelehre, namentlich auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie, erhalten, wo die Geschwulst- und Eiterbildung auf sie zurückgeführt wurde. Erst nach manchen Irrwegen und durch die Bemühungen von vielen Forschern, insbesondere von v. KÖLLIKER (VIII 1844, 1845), REICHERT (VIII 1846, 1847) und REMAK (VIII 1852, 1855) wurde auch hier mehr Klarheit in die Frage der Zellengenese gebracht und zuletzt noch das Schlagwort „Omnis cellula e cellula“ durch VIRCHOW (I 1858) der Cytoblastemlehre entgegengestellt. Wie bei den Pflanzen, existiert auch bei den Tieren keine Urzeugung von Zellen. Die vielen Milliarden von Zellen, aus denen z. B. der erwachsene Körper eines Wirbeltieres besteht, sind insgesamt hervorgegangen aus der unendlich oft wiederholten Teilung einer Zelle, des Eies, mit welchem das Leben eines jeden Tieres beginnt.

So konnte VIRCHOW mit Recht jetzt in seiner berühmten Cellularpathologie 1858 den allgemeinen Ausspruch tun: „Wo eine Zelle entsteht, da muß eine Zelle vorausgegangen sein, ebenso wie das Tier nur aus dem Tiere, die Pflanze nur aus der Pflanze entstehen kann. Auf diese Weise ist, wenngleich es einzelne Punkte im Körper gibt, wo der strenge Nachweis noch nicht geliefert ist, doch das Prinzip gesichert, daß in der ganzen Reihe alles Lebendigen, dies mögen nun ganze Pflanzen oder tierische Organismen oder integrierende Teile derselben sein, ein ewiges Gesetz der kontinuierlichen Entwicklung besteht.“

Ueber die Rolle, welche der Kern bei der Zellteilung spielt, gelang es den älteren Histologen nicht, zur Klarheit zu gelangen. Mehrere Jahrzehnte lang standen sich zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer größeren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht [die meisten Botaniker, REICHERT (VIII 1847), AUERBACH (VIII 1874) etc.] soll der Kern vor jeder Teilung verschwinden und sich auflösen, um in jeder Tochterzelle wieder von neuem gebildet zu werden; nach der anderen Ansicht dagegen [C. E VON BAER, JOH. MÜLLER, REMAK (VIII 1852), LEYDIG, GEGENBAUR, HAECKEL (I 1886), VAN BENEDEN etc.] soll der Kern in den Teilungsprozeß aktiv eingreifen; noch vor seinem Beginn soll er sich strecken und der späteren Teilungsebene entsprechend einschnüren und in zwei Hälften zerfallen, welche nach entgegengesetzter Richtung etwas auseinanderweichen. Dann soll sich auch der Zellkörper selbst einschnüren und in zwei Stücke trennen, für welche die beiden Tochterkerne Attraktionszentren darstellen.

Jede dieser diametral entgegengesetzten Ansichten enthielt ein kleines Stück Wahrheit; keine entsprach dem wirklichen Vorgang, der den älteren Histologen zum Teil wegen der von ihnen angewandten Untersuchungsmethoden verborgen blieb. Erst in den letzten 5 Jahrzehnten ist die Erkenntnis des Zellenlebens durch die Erforschung der hochinteressanten Kernstrukturen und Kernmetamorphosen bei der Zellteilung durch SCHNEIDER (VIII 1873), FOL (VII9 1873, 1877), AUER-

BACH (VIII 1874), BÜTSCHLI (VIII 1876), STRASBURGER (VIII 1875, 1884, 1888), O. HERTWIG (VIII 1875—1890), R. HERTWIG (VIII 1875 bis 1877), FLEMMING (VIII 1879—1891), VAN BENEDEN (VIII 1883 bis 1887), RABL (VIII 1889), BOVERI (VIII 1887—1903) und vielen anderen in eingreifender Weise gefördert worden. Ihre Untersuchungen, auf die ich in diesem Abschnitt noch öfters zurückkommen werde, haben zu dem allgemeinen Resultat geführt, daß der Kern ein permanentes Organ der Zelle ist, welchem eine sehr wichtige und namentlich bei der Teilung sich äußernde Aufgabe im Zellenleben zugefallen ist. Wie eine Zelle nicht durch Urzeugung entsteht, sondern direkt auf dem Wege der Teilung aus einer anderen Zelle hervorgeht, so bildet sich auch der Kern niemals neu, sondern stammt immer von Substanzteilen eines anderen Kernes ab. Das Schlagwort „Omnis cellula e cellula" findet eine Ergänzung durch den Zusatz „Omnis nucleus e nucleo".

Nach dieser historischen Einleitung wollen wir zuerst die Veränderungen, die der Kern bei der Teilung erfährt, und im Anschluß daran die Beeinflussung der Kernteilung durch äußere Faktoren in das Auge fassen. Im fünften Kapitel werden wir alsdann uns noch mit den verschiedenen Arten der Vermehrung der Zelle im ganzen zu beschäftigen haben.

A. Der Prozeß der Kernteilung und seine verschiedenen Arten.

Bei jeder Vermehrung der Zellen spielen ihre Kerne eine Hauptrolle und fesseln in erster Linie das Interesse des Beobachters. Je nach den Veränderungen, die sie hierbei erleiden, unterscheidet man zwei Hauptarten der Kernvermehrung, die indirekte oder Kernsegmentierung, die Karyokinese, und die direkte (FLEMMING) oder Kernzerschnürung.

I. Die Kernsegmentierung.

Mitose (FLEMMING). Karyokinese (SCHLEICHER).

Die Karyokinese verläuft unter sehr komplizierten und gesetzmäßigen Erscheinungen, welche bei Tieren und Pflanzen und sogar bei vielen Protozoen in ganz auffallender Weise untereinander übereinstimmen. Das Wesentliche des Prozesses besteht darin, daß die im ruhenden Kern vorhandenen verschiedenen chemischen Substanzen (s. p. 30) sich schärfer voneinander trennen, typische Umlagerungen eingehen, sich in faserige Gebilde (Spindelfasern und Chromosomen) umwandeln (Fig. 133) und unter Auflösung der Kernmembran mit dem Protoplasmakörper, der ebenfalls häufig strahlige Differenzierungen zeigt, in eine nähere Wechselbeziehung treten. Besonders fällt hierbei die gesetzmäßige Anordnung des Chromatins in die Augen; sie ist auch in ihren Einzelheiten bisher am genauesten und sichersten verfolgt worden, während betreffs des Schicksals der übrigen Kernsubstanzen noch manches in Dunkel gehüllt ist.

Die ganze Chromatinmenge des Kerns wandelt sich bei der Teilung in eine für jede Tierart konstante Anzahl von feinen Fadenabschnitten um, welche untereinander nahezu gleich lang, meist gekrümmt und nach den einzelnen Tier- und Pflanzenarten von abweichender Form und Größe sind; bald sehen sie wie Schleifen, wie Haken, wie Stäbchen oder, wenn sie sehr klein sind, wie Körner aus. WALDEYER (VIII 1888) hat für sie die allgemein zutreffende Bezeichnung Chromosomen vor-

Digitized by Google

geschlagen. Ich werde hierfür ab und zu als deutsche Bezeichnung auch das ebenso für alle einzelne Fälle passende Wort „Kernsegmente“ gebrauchen. Das Wort drückt zugleich das Wesentliche der indirekten Teilung aus, welches doch hauptsächlich darin besteht, daß das Chromatin in Segmente zerlegt wird. Deswegen scheint mir auch das Wort „Kernsegmentierung“ dem längeren und weniger bezeichnenden Ausdruck „indirekte Kernteilung“ oder den für Nichtfachmänner unverständlichen Fremdwörtern „Mitose und Karyokinese“ vorzuziehen zu sein.

Im Verlaufe der Teilung zerfallen die Chromosomen durch eine Längsspaltung in je zwei, eine Zeitlang parallel verlaufende und noch eng verbundene Tochterchromosome (resp. -Segmente). Dieselben weichen dann in zwei Gruppen auseinander und werden in gleicher Zahl auf die Tochterzellen verteilt, wo sie die Grundlage für ihre bläschenförmigen Kerne bilden (vgl. die Fig. 133—135).

Für den Prozeß der Kernsegmentierung ist ferner charakteristisch 1. das Auftreten zweier Pole, welche allen Zellbestandteilen als Mittelpunkte für ihre Anordnung dienen; 2. die Ausbildung der sogenannten Kernspindel; 3. die strahlige Anordnung des Protoplasma um die beiden Pole.

Was die beiden Teilungspole betrifft, so erscheinen sie schon früh am bläschenförmigen Kern zu einer Zeit, wo seine Membran noch nicht aufgelöst ist, und zwar in dem an die Membran unmittelbar angrenzenden Protoplasma. Sie liegen zu dieser Zeit dicht beieinander und bestehen aus zwei außerordentlich kleinen Kügelchen, welche von dem schon früher beschriebenen Zentralkörperchen oder Zentriol abstammen. Später rücken die Zentriolen allmählich, indem sie um die Kernoberfläche einen Halbkreis beschreiben, weiter auseinander, bis sie die entgegengesetzten Enden des Kerndurchmessers einnehmen.

Zwischen ihnen bildet sich die Kernspindel aus. Sie besteht aus zahlreichen, sehr feinen, parallel angeordneten Spindelfäserchen, die zum Teil vom Liningerüst des ruhenden Kerns herrühren. In ihrer Mitte liegen sie etwas weiter auseinander, während sie mit ihren Enden nach den Polen zu konvergieren, wodurch das Bündel der Fäserchen mehr oder minder die Form einer Spindel erhält. Die Spindel wird erst klein angelegt, wenn die Zentralkörperchen auseinanderzuweichen beginnen, und ist dann schwer als ein sie verbindender Substanzstreifen sichtbar zu machen. Sie wächst mit zunehmender Entfernung der Pole gleichfalls an Größe heran und hebt sich dabei schärfer von ihrer Umgebung ab.

Um die Pole der Kernfigur beginnt sich auch das Protoplasma der Zelle in einer Weise anzuordnen, als ob von ihnen gleichsam eine polare Wirkung ausgeübt würde (Fig. 147). Es entsteht eine Figur wie um die Enden eines Magneten, die in Eisenfeilspäne eingetaucht sind. Das Protoplasma bildet zahlreiche feine Fäden, welche sich um die Zentriolen als Mittelpunkte oder Attraktionszentren in radiärer Richtung, also strahlig, herum gruppieren. Die Protoplasmastrahlen sind anfangs kurz und auf die allernächste Umgebung der Attraktionszentren beschränkt. Während des Verlaufes des Teilungsprozesses aber werden sie immer länger, bis sie sich endlich durch den ganzen Zellkörper erstrecken. Die protoplasmatische Figur um die Pole wird in der Literatur als Plasmastrahlung, Strahlenfigur, Stern, Sonne (wobei die Fäden den von einem Himmelskörper ausgehenden Lichtstrahlen verglichen werden), Attraktionssphäre etc. beschrieben.

Digitized by Google

Das sind kurz die verschiedenartigen Elemente, aus denen sich die Kernteilungsfiguren zusammensetzen. Zentriolen, Spindel und die beiden Plasmastrahlungen werden von FLEMMING als der achromatische Teil der Kernteilungsfigur zusammengefaßt und den verschiedenen Bildern, die durch Umordnung des Chromatins entstehen und den chromatischen Teil der Figur bilden, gegenüber gestellt.

Alle einzelnen Bestandteile der gesamten Teilungsfigur ändern sich durch Umgruppierung ihrer Elemente im Verlauf des ganzen Prozesses in gesetzmäßiger Weise. Um sich besser zu orientieren, empfiehlt es sich, vier verschiedene Phasen zu unterscheiden, die sich überall in regelmäßiger Folge ablösen. Wir bezeichnen sie mit Namen, die von STRASBURGER eingeführt sind, als Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase, grenzen aber die einzelnen Phasen, wie es auch von WILSON geschehen ist, in etwas anderer Weise gegeneinander ab, als es STRASBURGER versucht hat. Die erste Phase besteht in der Vorbereitung des ruhenden Kerns zur Teilung und führt zur Bildung der Chromosomen, der Kernpole und der ersten Anlage der Spindel. In der zweiten Phase gruppieren sich die Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran zu einer regelmäßigen Figur in der Mitte zwischen beiden Polen im Aequator der Spindel. In der dritten Phase verteilen sich die Tochterchromosomen, welche aus Längsspaltung der Muttersegmente schon in einer der vorausgegangenen Phasen entstanden sind, auf zwei Gruppen, die sich vom Aequator in entgegengesetzten Richtungen entfernen und bis in die Nähe der Kernpole auseinanderweichen. Die vierte Phase führt zur Rekonstruktion von bläschenförmigen, ruhenden Tochterkernen aus den zwei Gruppen der Tochterchromosome und zur Teilung des Zellkörpers in zwei Tochterzellen.

Nach dieser allgemeinen Orientierung soll der Verlauf der Zellteilung an einzelnen Beispielen in seinen Einzelheiten genauer beschrieben, dann soll zum Schluß in einem besonderen Abschnitt noch auf einzelne strittige Punkte eingegangen werden.

Im Tierreich sind die zum Studium geeignetesten und am häufigsten untersuchten Objekte die Gewebszellen junger Larven von Salamandra maculata und von Triton, die Samenzellen geschlechtsreifer Tiere, ferner die Furchungskugeln kleiner, durchsichtiger Eier, namentlich von Nematoden (Ascaris megalocephala) und von Echinodermen (Toxopneustes lividus). Im Pflanzenreich empfiehlt sich zur Untersuchung der protoplasmatische Wandbeleg aus dem Embryosack, namentlich von Fritillaria imperialis, die Entwicklung der Pollenzellen von Liliaceen etc.

a) Zellteilung bei Salamandra maculata unter Zugrundelegung der von FLEMMING entworfenen Schemata. (FLEMMING VIII 1882.)

Prophase. Vorbereitung des Kerns zur Teilung.

Bei Salamandra maculata gehen Veränderungen am ruhenden Kern schon geraume Zeit vor Beginn der Teilung vor sich. Die überall auf dem Liningerüst ausgebreiteten Chromatinkörnchen (Fig. 130 A) rücken an einzelnen Stellen dichter aneinander und ordnen sich zu gewundenen, feinen Fäden an, die mit kleinen Zäckchen und Höckern bedeckt sind. Von diesen entspringen unter rechtem Winkel zahlreiche, feinste Fäserchen, die nun sichtbar werdenden Strecken des Liningerüstes, von deren Oberfläche sich das Chromatin zurückgezogen hat. Später werden die

Digitized by Google

Chromatinfäden noch deutlicher ausgeprägt, und nehmen, indem die Zäckchen und Höcker schwinden, eine vollkommen glatte Oberfläche (Fig. 130 B) an. Da sie nach allen Richtungen den Kernraum in Windungen durchsetzen, erzeugen sie eine Figur, welche FLEMMING die Knäuelform (Spirem) nennt. In den Spermatocyten von Salamandra ist der Knäuel viel weniger dicht als in den Epithelzellen, in denen der Faden zugleich auch viel feiner und länger ist (Fig. 130 C). Darüber, ob anfangs der Knäuel aus einem einzigen, langen Faden oder gleich aus einer größeren Anzahl von solchen besteht, lauten die Angaben verschieden. Der zweite Fall scheint mir mit RABL (VIII 1889) das Wahrscheinlichere zu sein.

In der Färbbarkeit tritt gegen früher ein auffallender Unterschied ein. Je deutlicher und schärfer die Fäden ausgeprägt werden, um so stärker färben sie sich und um so energischer halten sie auch den Farbstoff fest, wie dies beim Gerüst des ruhenden Kerns nicht der Fall ist.

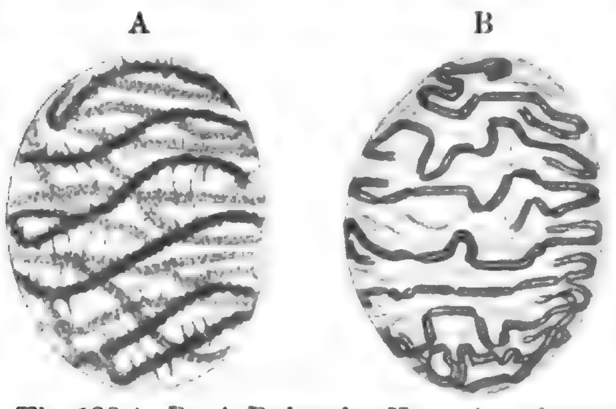


Fig. 130 A, B. A Ruhender Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata. Nach FLEMMING Taf. 23, Fig. 1, aus HATSCHEK. B Kern einer Samenmutterzelle von Salamandra maculata. Knäuelstadium. Der Kernfaden zeigt schon eine Längsspaltung. Schema nach FLEMMING Taf. 26, Fig. 1, aus HATSCHEK.

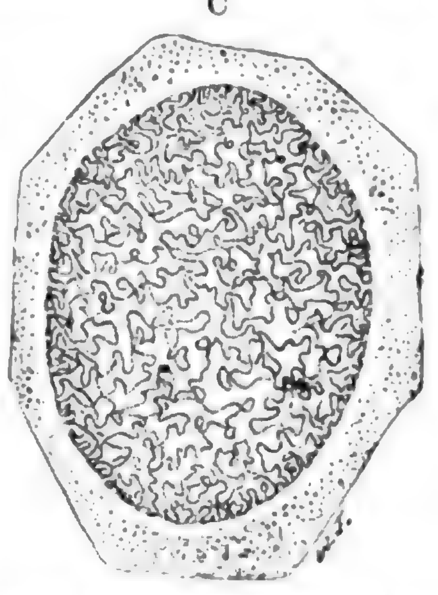


Fig. 130 C. **Epithelkern im Anfang der Teilung von der Mundbodenplatte des Kiemengerüstes einer Salamanderlarve. Enge Knäuelform.** Zwei Nukleolenreste noch erhalten. Nach FLEMMING.

Besonders bei Anwendung der GRAMschen Färbungsmethode läßt es sich erreichen, daß die ruhenden Kerne allen Farbstoff abgeben, während die in Vorbereitung zur Teilung begriffenen und die sich teilenden Kerne allein durch ihre starke Färbung die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich ziehen.

In den Anfangsstadien der Knäuelbildung sind die Nukleolen noch vorhanden, verkleinern sich aber allmählich und sind bald spurlos verschwunden, ohne daß es bis jetzt gelungen ist, ganz sicher zu erforschen, was aus ihrer Substanz geworden ist.

Während der Ausbildung des Knäuels kann man bei sorgsamer Beobachtung an der Oberfläche des Kerns eine kleine Stelle erkennen, welche während des weiteren Prozesses sich immer deutlicher markiert, das Polfeld von RABL (Fig. 131). Die ihr vis-à-vis gelegene Oberfläche des Kernes ist die Gegenpolseite. Nach ihnen beginnen sich die Chromatinfäden immer deutlicher zu orientieren. Von der Gegenpolseite kommend, ziehen sie bis in die Nähe des Polfeldes, „biegen hier schleifenförmig um und kehren dann wieder in vielen kleinen, unregel-

Digitized by Google

mäßigen, zackigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurück". Im weiteren Verlauf werden die Fäden kürzer und entsprechend dicker, sie sind weniger gewunden und rücken etwas weiter auseinander, so daß jetzt der ganze Fadenknäuel viel lockerer geworden ist. Ihre Schleifenform tritt immer deutlicher hervor. Die Gesamtzahl der Schleifen läßt sich in günstigen Fällen auf 24 bestimmen, eine Zahl, welche für die Gewebszellen, für die Ovogonien und Spermatogonien von Salamandra und Triton gesetzmäßig ist.

Gleichzeitig haben sich im Polfeld wichtige Gebilde der Kernfigur, die beiden Zentriolen und die Spindel angelegt. Sie sind auf diesem Stadium wegen ihrer geringen Färbbarkeit, ihrer Kleinheit und Zartheit schwer sichtbar zu machen, da sie schon durch Körnchen, die sich im Protoplasma in ihrer Umgebung ansammeln, mehr oder minder verdeckt werden können. Nach Flemming, Hermann und Meves lassen sich an gelungenen Präparaten zwei dicht beieinander gelegene Zentrosomen beobachten, zwischen denen eine kleine Anzahl von verbindenden Fäden als erste Anlage der späteren Spindel auftritt (Fig. 131).

Metaphase der Teilung.

Der Beginn der Metaphase läßt sich am besten wohl von der Zeit an rechnen, wo die Kernmembran undeutlich wird und sich auflöst. Indem der Kernsaft sich gleichmäßig im Zellkörper verteilt, kommen die

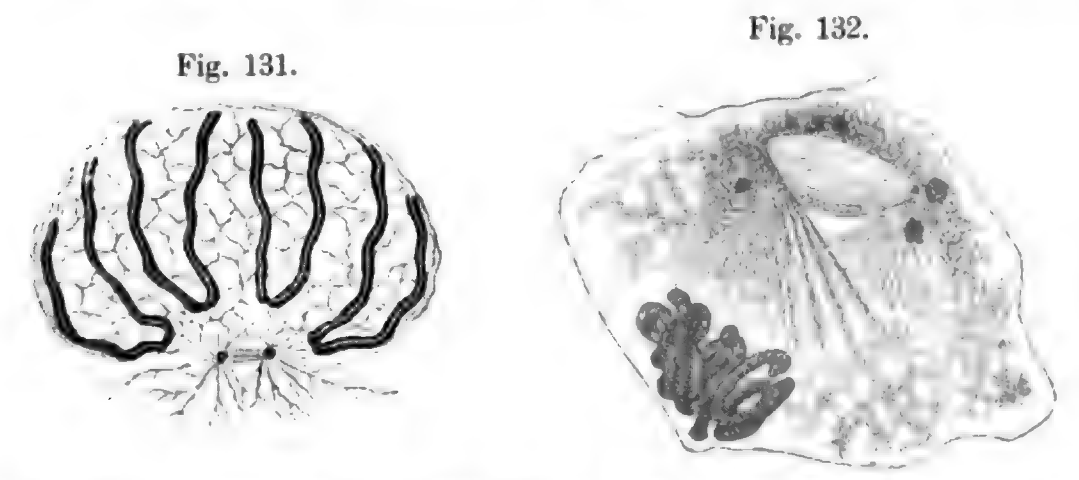


Fig. 131. **Schematische Darstellung eines Korns mit dem Polfeld,** in welchem zwei Zentrosomen und die Spindel entstehen. Nach Flemming Taf. 39, Fig. 37.

Fig. 132. **Kern einer Spermatocyte von Salamandra maculata** in Vorbereitung zur Teilung. Anlage der Spindel zwischen den beiden Zentrosomen. Nach Hermann (VIII 1891) Taf. 31, Fig. 7.

Kernsegmente jetzt mitten in das Protoplasma zu liegen (Fig. 132). In ihrer Nähe befinden sich die beiden Zentrosomen, die jetzt weiter auseinanderrücken. In demselben Maße nimmt zwischen ihnen die Spindelanlage an Ausdehnung und Deutlichkeit zu und zeigt sich aus zahlreichen, feinsten Fäserchen zusammengesetzt, die sich kontinuierlich von einem Zentrosom zum andern erstrecken, wie die von Hermann und Meves dargestellten Präparate so schön zeigen. Jetzt beginnt auch von den Polen der Kernfigur sich ein Einfluß auf das umgebende Protoplasma geltend zu machen. Zahlreiche Protoplasmafäden gruppieren sich in radiärer Richtung um je ein Zentriol als Mittelpunkt herum, und zwar so, daß sie vorzugsweise nach der Gegend, wo die Chromosomen liegen,

Digitized by Google

ausstrahlen und sich an ihrer Oberfläche anzusetzen scheinen. Rasch vergrößert sich von jetzt ab die Spindel, bis sie die ansehnlichen Dimensionen der Fig. 133 erreicht hat.

Währenddem verändert sich auch die chromatische Figur von Grund aus (Fig. 133). Die Chromosomen sind noch um ein Erhebliches kürzer und dicker geworden: sie legen sich um die Mitte der Spindel als ein vollständig geschlossener Ring herum und gehen jetzt die von FLEMMING als Mutterstern (Monaster) beschriebene, regelmäßige Anordnung ein. Auch zeigen sie jetzt die Schleifenform auf das deutlichste ausgeprägt. Ohne Ausnahme haben sie sich so orientiert, daß die Winkel der Schleifen gegen die Spindelachse, ihre beiden Schenkel dagegen nach der Oberfläche der Zelle gekehrt sind. Alle 24 Schleifen liegen ziemlich genau in einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Spindel hindurchgeht, als Aequatorialebene bezeichnet werden kann und mit der später auftretenden Teilungsebene identisch ist. Von einem der beiden Pole aus betrachtet, hat die chromatische Figur „die Form eines Sterns, dessen Strahlen von den Schenkeln der Schleifen gebildet werden, und dessen Mitte das Bündel achromatischer Fäden, das die Kernspindel aufbaut, durchsetzt". Bei dieser Ansicht lassen sich die Chromosomen am besten überblicken und ihre Zahl läßt sich auf 24 bestimmen.

Fig. 133. **Schematische Darstellung der Kernsegmentierung.** Nach FLEMMING. Stadium, auf welchem die Kernsegmente im Aequator der Spindel angeordnet sind. Aus HATSCHEK.

In die zweite Phase fällt noch ein sehr wichtiger Vorgang. Wenn man an gut konservierten Präparaten und bei starker Vergrößerung die Chromosomen (Fig. 133) genauer untersucht, so wird man wahrnehmen, daß ihrer Länge nach ein feiner Spalt durch sie hindurchgeht, und daß infolgedessen jetzt jedes Muttersegment in genau parallel verlaufende und dicht zusammenliegende Tochtersegmente zerlegt ist. Da früher bei der Anlage der Segmente aus dem Kerngerüst von dieser Struktur nichts zu sehen war, muß sie sich erst nachträglich ausgebildet haben. Meist tritt die Längsspaltung schon in der Prophase des lockeren Knäuels ein (Fig. 130 B): sie ist in der zweiten Phase des Muttersterns vollendet und am schärfsten ausgeprägt. Der ganze Vorgang, welcher zuerst von FLEMMING (VIII 1879) bei Salamandra entdeckt, an diesem und anderen Objekten von VAN BENEDEN (VIII 1883), HEUSER (VIII 1884), GUIGNARD (VIII 1884), RABL (VIII 1889) und vielen anderen bestätigt worden ist, scheint bei der indirekten Kernteilung überall vorzukommen und ist für das Verständnis des Teilungsprozesses von der größten Wichtigkeit, wie bei seiner theoretischen Beurteilung später gezeigt werden wird.

Anaphase der Teilung.

Die Anaphase der Teilung ist dadurch ausgezeichnet, daß sich die äquatorial gelegene, äußerlich noch einfache Gruppe der längsgespaltenen Mutterchromosomen nunmehr in die beiden Gruppen der Tochterchromosomen immer schärfer dadurch sondert, daß sie nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichen und in die Nähe der beiden Pole der Kernfigur zu liegen kommen (Fig. 134 A, B, C). Aus dem Mutterstern

entstehen, wie FLEMMING sich ausdrückt, die beiden Tochtersterne (Dyaster). Der schwer zu beobachtende Vorgang vollzieht sich im einzelnen in folgender Weise:

Die durch Längsspaltung entstandenen Tochtersegmente je eines ursprünglichen Muttersegments trennen sich an dem Winkel der Schleife, welcher der Spindel zugekehrt ist, voneinander und weichen nach den Zentrosomen zu auseinander, während sie an den Schenkelenden noch eine Zeitlang in Zusammenhang bleiben. Schließlich erfolgt auch hier eine Trennung. Aus den 24 Mutterschleifen sind zwei Gruppen von je 24 Tochterschleifen entstanden, die bis auf einen geringen Abstand an die Zentrosomen heranrücken und dann in ihrer Bewegung Halt machen. Nie kommen sie an die Pole selbst zu liegen. Zwischen den beiden Gruppen spannen sich feine „Verbindungsfäden" aus, deren Ursprung wohl auf die Spindelfasern zurückzuführen ist.

Die einzelnen Schleifen haben „ihre Winkel nach den Polen, ihre Schenkelenden teils schräg, teils senkrecht gegen die Aequatorialebene gekehrt". Sie sind ihrer Entstehung gemäß anfangs viel dünner als die Mutterfäden, verkürzen sich aber von jetzt ab und werden dement-

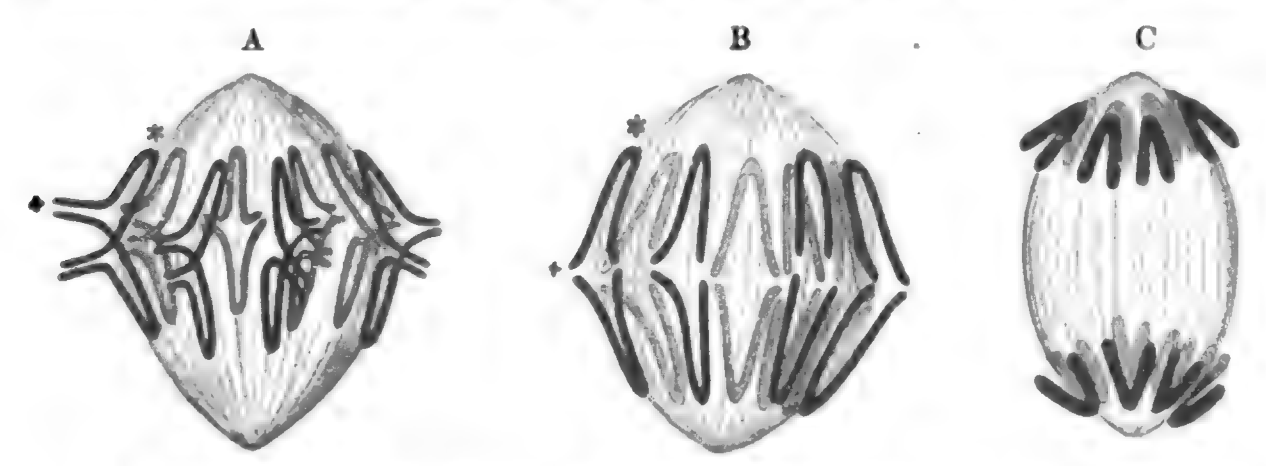


Fig. 134. **Schematische Darstellung der Kernsegmentierung.** Nach FLEMMING. Die Tochtersegmente weichen nach den Polen in zwei Gruppen auseinander.

sprechend dicker. Bei der Entstehung der Tochtersterne liegen sie ziemlich lose nebeneinander, dann rücken sie dichter zusammen, so daß sich ihre Anzahl und ihr Verlauf wieder schwieriger und nur ausnahmsweise feststellen läßt.

Telophase der Teilung.

Während der Telophase wandelt sich allmählich jede Gruppe von Tochterchromosomen wieder in einen bläschenförmigen, ruhenden Kern um (Fig. 135). Die Fäden rücken noch enger zusammen, krümmen sich stärker und werden durch Aufnahme von Kernsaft dicker; sie erhalten eine rauhe und zackige Oberfläche, indem sie kleine Fortsätze nach außen hervorstrecken. Um die ganze Gruppe herum bildet sich eine zarte Kernmembran aus. Die Strahlung im Protoplasma wird allmählich schwächer und ist bald ganz geschwunden. Auch das Zentrosom und die Spindelfasern sind in vielen Gewebszellen schließlich nicht mehr nachzuweisen. Was aus ihnen wird, ist noch nicht mit genügender Sicherheit aufgeklärt. In der Gegend des früheren Zentrosoms zeigt der in Rekonstruktion begriffene Tochterkern eine Delle. RABL erblickt in ihr das früher beschriebene Polfeld des sich zur Teilung anschickenden Kerns und vermutet, daß sich hier das Zentrosom in das Protoplasma

des Zellenleibes eingeschlossen erhält. In der letzten Generation der Spermatocyten ist das Zentrosom jederzeit aufzufinden und läßt sich von ihm der Nachweis führen, daß es bei der Verwandlung der Spermatiden in die Spermatozoen ihr Mittelstück liefert. Allmählich schwillt der Kern durch Aufnahme von Kernsaft mehr an, wird kugelig und erhält wieder das Gerüstwerk des ruhenden Kerns mit unregelmäßig verteilten, kleineren und größeren Chromatinkörnchen. Auch ein oder mehrere Nukleolen sind während der Rekonstruktion im Gerüstwerk wieder zum Vorschein gekommen; doch ist es noch nicht gelungen, über ihre Herkunft Sicheres zu ermitteln.

Wenn am Anfang der vierten Phase die beiden Tochtersterne am weitesten auseinander gerückt sind und zur Umwandlung in die Tochterkerne die einleitenden Schritte tun, kommt es auch zur Teilung des Zellkörpers selbst. Die Strahlungen an den Zentrosomen haben dann ihre größte Ausdehnung erreicht. Jetzt macht sich eine kleine Furche an der Oberfläche des Zellkörpers bemerkbar, entsprechend einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Kernachse, welche die beiden Zentrosomen verbindet, hindurchgeht. „Die Furche beginnt einseitig, greift nach und nach um den Aequator herum, bleibt aber auf der Seite, wo sie begann, tiefer als auf der entgegengesetzten" (Flemming). Die ringförmige Einschnürung schneidet bald immer tiefer in den Zellkörper ein und zerlegt ihn schließlich vollständig in zwei nahezu gleich große Hälften, von denen eine jede einen in Rekonstruktion begriffenen Tochterkern einschließt. Mit Beendigung der Durchschnürung beginnt die Strahlung an den Polen zu erlöschen.

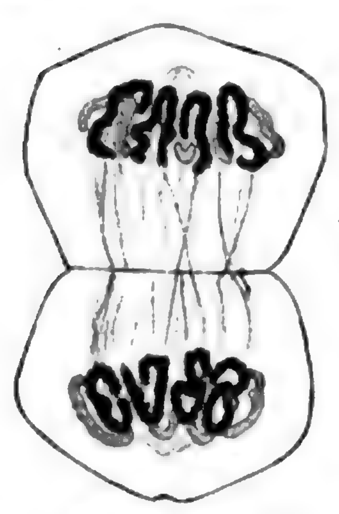


Fig. 135. **Schematische Darstellung der Kernsegmentierung.** Nach Flemming. Aus den Tochtersegmenten beginnt sich der ruhende Kern zu bilden.

An vielen Objekten sind die oben erwähnten Verbindungsfasern zwischen den Tochterkernen bis zur Vollendung der Teilung nachzuweisen. Sie werden dann auch bei der Zerschnürung des Zellkörpers in ihrer Mitte durchgetrennt. Zu dieser Zeit kann zuweilen in ihrer Mitte eine geringe Anzahl sich scharf färbender Kügelchen bemerkt werden, die Flemming (VIII 1891) Zwischenkörperchen nennt und als ein mutmaßliches Aequivalent der bei Pflanzen besser ausgebildeten Zellplatte deutet.

b) Teilung der Eizellen von Ascaris megalocephala.

In den Eiern von Ascaris zeichnen sich die Kerne durch die Größe und Deutlichkeit der Zentrosomen und durch die geringe Anzahl ihrer Chromosomen aus, die bei einer Art vier, bei einer anderen sogar nur zwei beträgt. Besonders deutlich ist an diesem Objekt ein sehr wichtiges Phänomen, die Vermehrung der Zentrosomen durch Selbstteilung, zu beobachten. Am besten nehmen wir die Untersuchung zu der Zeit auf, wo sich das Ei zum ersten Male gefurcht hat und sich zu beiden Seiten der Teilungsebene aus den vier Kernschleifen wieder ein bläschenförmiger, unregelmäßig konturierter Kern hervorbildet (Fig. 136). Derselbe besitzt mehrere lappenförmige Fortsätze an der Gegenpolseite und zeigt das Chromatin in einem lockeren Gerüstwerk ausgebreitet. In der Gegend des früheren Poles der Teilungsfigur ist noch das Zentrosom zu

erkennen, eingehüllt in körniges Protoplasma, welches gegen die Dottermasse des Eies absticht und von BOVERI als Archoplasma beschrieben wird.

Ehe nun überhaupt der Kern zur vollen Ruhe zurückgekehrt ist, ja zuweilen sogar vor Abschluß der ersten Teilung, setzen schon wieder die Vorbereitungen zur zweiten Teilung ein; sie beginnen mit Veränderungen des Zentrosoms (Fig. 138). Es streckt sich parallel zur ersten Teilungsebene in die Länge, wird biskuitförmig und teilt sich, wie VAN BENEDEN (VIII 1887) und BOVERI (VIII 1887*, 1888) entdeckt haben, durch Einschnürung in zwei Tochterzentrosome, die eine Zeitlang von einer gemeinsamen körnigen Sphäre eingeschlossen sind. Hierauf rücken beide etwas weiter auseinander (Fig. 137), was die Trennung ihrer gemeinsamen Strahlensphäre in zwei besondere Sphären zur Folge hat.

Die Verdoppelung des Zentrosoms gibt das Signal, daß auch der Kern, noch ehe er ganz zur Ruhe zurückgekehrt ist, gleich wieder in die folgende Teilungsphase eintritt (Fig. 137). Aus dem Chromatin, das

Fig. 136. **Zweigeteiltes Ei von Ascaris megalocephala**; die Kerne im Ruhezustand; Zentrosomen jederseits noch einfach. Nach BOVERI Taf. IV, Fig. 74.

Fig. 137. **Zweigeteiltes Ei von Ascaris megalocephala.** Die Kerne in Vorbereitung zur Teilung begriffen. Die Zentrosomen geteilt. BOVERI Taf. IV, Fig. 75 u. 76.

Fig. 138. **Zwei Tochterkerne am Anfang der Rekonstruktion mit lappigen Fortsätzen.** Die Zentrosomen vermehren sich durch Selbstteilung. Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 13.

auf dem Liningerüst in feinen Körnchen verteilt war, nehmen vier lange Schleifen ihren Ursprung, die erst mit Zacken bedeckt sind, dann eine glatte Kontur erhalten. Sie sind ähnlich orientiert, wie die Tochterchromosomen nach der ersten Teilung: infolgedessen neigt BOVERI (VIII 1890) der schon von RABL (VIII 1889) aufgestellten Ansicht zu, daß sie sich direkt aus ihrer Substanz ableiten und auch im Zustand der Ruhe eine selbständige Individualität bewahren. Die Schleifenwinkel sind nach dem ursprünglichen Pol (dem Polfeld bei Salamandra), die kolbig angeschwollenen Schenkelenden nach der Gegenpolseite hin gewandt.

Mit Beginn der Metaphase rücken die Zentrosomen mit ihren Sphären weit auseinander und nehmen eine solche Stellung ein, daß die sie verbindende Achse entweder etwas schräg oder parallel zur ersten Teilungsebene zu liegen kommt. Die Kernmembran löst sich auf. Die vier Chromosomen ordnen sich in der früher beschriebenen Weise im Aequator zwischen beiden Zentrosomen an, in deren Umgebung jetzt eine deutliche Strahlung im Protoplasma entstanden ist; sie bieten, vom

Digitized by Google

Pol aus gesehen, das in Fig. 139 A dargestellte Bild dar. Es folgt jetzt ihre Spaltung der Länge nach und der Eintritt in die dritte Phase der Teilung (Fig. 139 B). Die durch Spaltung entstandenen Tochtersegmente trennen sich und weichen nach den beiden Polen zu auseinander. E. VAN BENEDEN (VIII 1887) und BOVERI (VIII 1888, 1890) lassen hierbei die Spindelfasern eine aktive Rolle spielen (Fig. 140). Nach ihrer Meinung ist die Spindel bei Ascaris aus zwei voneinander unabhängigen Halbspindeln zusammengesetzt. Jede besteht aus zahlreichen

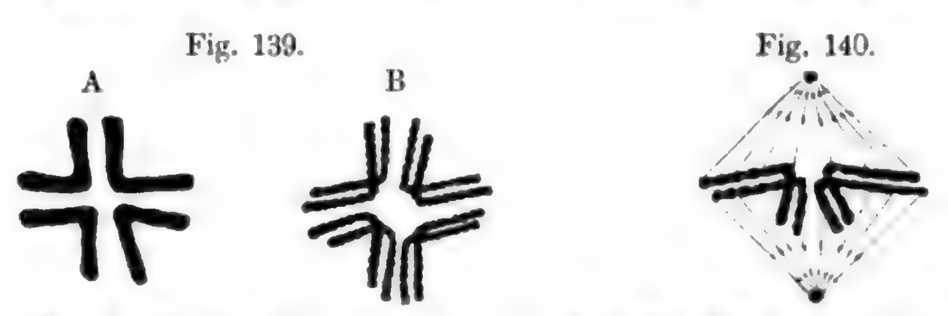


Fig. 139. A **Vier Muttersegmente vom Pol der Kernfigur aus gesehen.** Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 16.
B **Längsspaltung der vier Muttersegmente in acht Tochtersegmente.** Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 17.

Fig. 140. **Zusammensetzung der Spindel aus zwei Halbspindeln, deren Fasern sich an die Tochtersegmente ansetzen.** Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 8.

Protoplasmafasern, die nach dem Zentrosom zu konvergieren und sich an ihm mit ihren Enden anheften, während die entgegengesetzten Enden divergieren, an die Tochterchromosomen herantreten und sich an verschiedenen Punkten der ihnen zugekehrten Ränder festsetzen. Durch zunehmende Verkürzung dieser Fasern infolge von Kontraktion sollen nach VAN BENEDEN und BOVERI die vier Tochtersegmente voneinander getrennt und nach den Zentrosomen geradezu hingezogen werden.

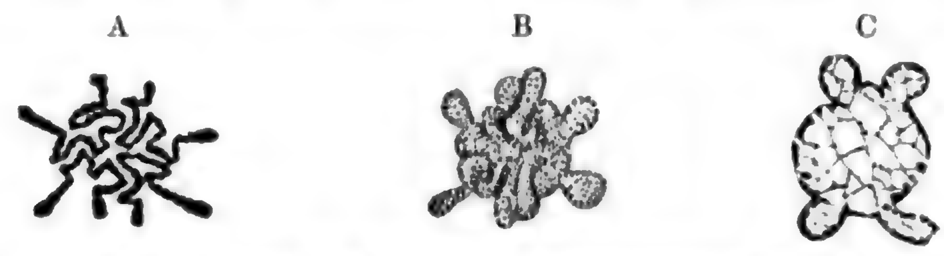


Fig. 141. A **Eine Gruppe von vier Tochtersegmenten vom Pol aus gesehen.** Die Endanschwellungen der Schleifen sind sehr ausgeprägt. Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 19.
B **Rekonstruktion des Kerns auf Kosten der vier Tochtersegmente.** Schematisch nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 20.
C **Ruhestadium des Kerns vom Pol aus gesehen.** Nach VAN BENEDEN und NEYT Taf. VI, Fig. 13.

In der vierten Phase erfolgt die Durchschnürung des Zellkörpers und die Rekonstruktion des Tochterkerns. Nach VAN BENEDEN geschieht sie in der Weise, daß die vier chromatischen Schleifen (Fig. 141 A) aus dem Protoplasma Flüssigkeit, die zu Kernsaft wird, aufnehmen; sie durchtränken sich mit ihr wie ein Schwamm und schwellen daher zu dicken Schläuchen (Fig. 141 B) auf. Das Chromatin verteilt sich in Körner, die durch feine Fäden verbunden und namentlich an der Oberfläche der Schläuche gelegen sind. Diese rücken mit ihren mittleren

Digitized by Google

Abschnitten dicht zusammen und verschmelzen hier untereinander. So entsteht ein bläschenförmiger, gelappter, von Kernsaft durchtränkter Kern (Fig. 141 C), der sich gegen das Protoplasma mit einer Membran abgrenzt und die chromatische Substanz wieder auf einem feinen Gerüst verteilt zeigt.

c) Teilung der Eier von Echinodermen.

Während die Eier von Ascaris für das Studium der Zentrosomen und Kernsegmente besonders geeignet sind, bieten die kleinen Eier der Echinodermen (Hertwig VIII 1875—1878, Fol VIII 1877, Boveri VIII 1901, Wilson) und einzelner wirbelloser Tiere wieder andere Vorteile für das Studium dar; so zeigen sie uns namentlich schön die Strahlungserscheinungen im Protoplasma sowohl bei der Untersuchung der lebenden als der konservierten Zelle ausgebildet. Es sei daher auch hierauf noch etwas näher eingegangen.

Wenige Minuten nach der Befruchtung (Fig. 142) sieht man am lebenden Echinodermenei den kleinen kugligen Furchungskern als ein

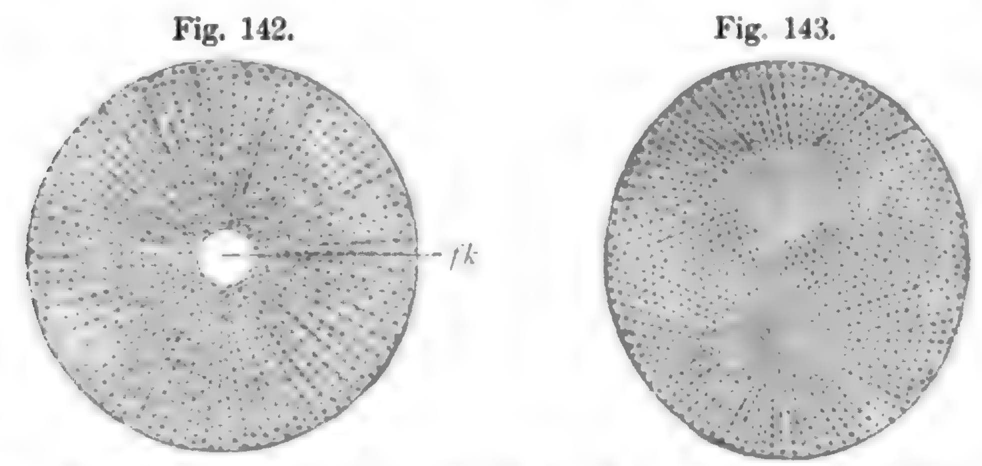


Fig. 142. **Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung.** Aus O. Hertwig, Entwicklungsgeschichte. Ei und Samenkern sind zum Furchungskern (*fk*) verschmolzen, der im Zentrum einer Protoplasmastrahlung liegt.

Fig. 143. **Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Teilung.** Nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Aus O. Hertwig.

helles Bläschen in der Mitte des Dotters gelegen und von Protoplasmafäden, wie eine Sonne von ihren Lichtstrahlen, umgeben. — Die Strahlung tritt während des Lebens an unserem Objekt deswegen so klar hervor, weil die zahlreichen, im Dotter eingelagerten, kleinen Körnchen, der strahligen Anordnung des Protoplasmakörpers passiv folgend, ebenfalls in radiären Reihen angeordnet sind. Nach kurzer Zeit beginnt dieses Strahlensystem, das in den Befruchtungsvorgängen seine Erklärung findet, zu erblassen. An seiner Stelle entwickeln sich allmählich zwei Strahlensysteme, die an entgegengesetzten Punkten des Kerns auftauchen: sie beginnen erst klein, werden dann von Minute zu Minute deutlicher ausgeprägt und größer und dehnen sich schließlich wieder über die ganze Dotterkugel aus; sie zerlegen dieselbe in zwei um je ein Attraktionszentrum herum strahlig angeordnete Massen (Fig. 143).

In der Mitte jedes Strahlensystems sammelt sich immer mehr homogenes, ganz körnerfreies Protoplasma an. Währenddem wird der bläschenförmige Kern im lebenden Objekt undeutlicher und entschwindet bald vollständig unseren Blicken. Es erklärt sich dies daraus, daß er

Digitized by Google

zu dieser Zeit die für andere Objekte schon beschriebene Spindelstruktur annimmt, die sich wegen ihrer Feinheit der Beobachtung während des Lebens ganz entzieht. So kommt im körnigen Dotter das in Fig. 143 dargestellte, außerordentlich charakteristische Bild zustande, welches man passenderweise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann. Die beiden Ansammlungen von homogenem Protoplasma entsprechen den Köpfen der Hantel. Der sie verbindende körnchenfreie Streifen zeigt die Stelle an, wo auf den vorausgehenden Stadien der jetzt unsichtbar gewordene Kern, der sich zur Spindel umgewandelt hat, gelegen war. Die Spindel aber reicht mit ihren Enden bis in die Mitte der Hantelköpfe, wo sich auch Zentrosomen nachweisen lassen, heran. Den zwei Strahlensystemen hat FOL den Namen Amphiaster oder Doppelstern gegeben.

Jetzt beginnt sich das anfangs rein kuglige Ei in der Richtung der Achse der Hantelfigur etwas in die Länge zu strecken und in die Endphase der Teilung rasch einzutreten (Fig. 144). Entsprechend einer

Fig. 144.

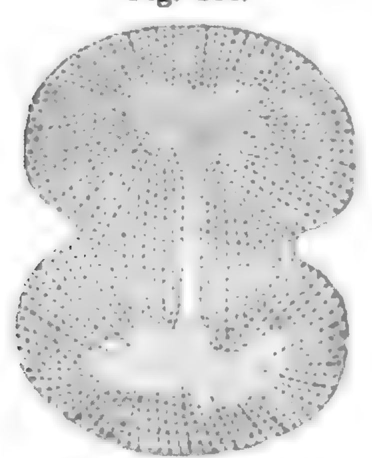


Fig. 145.

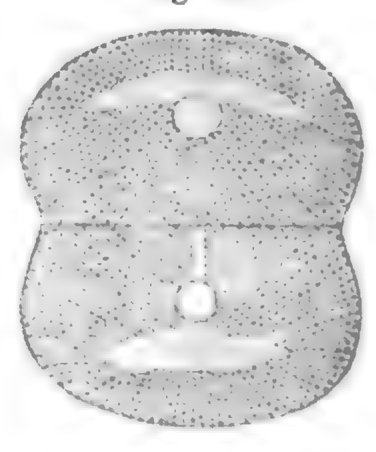


Fig. 144. **Ei eines Seeigels im Moment der Teilung.** Aus O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Hantelfigur schneidet.

Fig. 145. **Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung.** In dem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Fig. 144 u. 145 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

Ebene, welche man mitten durch die Hantelfigur senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann, bildet sich an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche aus. Dieselbe schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und zerlegt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Chromosome, die Hälfte der Hantelfigur und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die beiden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche, in der Gegend des Hantelstieles, aneinander. Nach Beendigung der Teilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht zusammen und platten sich hier gegenseitig so ab, daß eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 145).

Währenddem wird am lebenden Objekt auch der Kern wieder sichtbar. Etwa in der Gegend, wo Hantelstiel und Hantelkopf ineinander übergehen, also in einiger Entfernung von den Zentrosomen, tauchen

einige kleine Vakuolen auf, die sich dadurch bilden, daß sich die beiden Haufen der Tochterchromosomen mit Kernsaft durchtränken (Fig. 149).

Fig. 146.

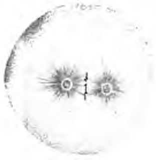


Fig. 147.

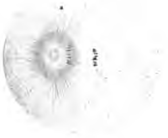


Fig. 148.

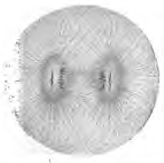


Fig. 149.

Fig. 150.

Fig. 146—150. **5 Teilstadien von Eiern von Echinus microtuberculatus**, ca. 1000-fach vergrößert. Nach Boveri (VIII 1901).

Fig. 146. Stadium der Aequatorialplatte. Kuglige Zentrosomen mit schwammiger Struktur.

Fig. 147. Tochterplatten, weiter auseinander gerückt. Die Zentrosomen noch größer.

Fig. 148. Ei vor der Teilung. Die Chromosomen beginnen sich in Kernbläschen umzuwandeln. Die Zentrosomen sind scheibenförmig geworden.

Fig. 149. Streckung des Eies. Die Kernbläschen sind vergrößert. Die Zentrosomen beginnen sich zu teilen.

Fig. 150. Das Ei ist in zwei Zellen geteilt. Bläschenförmiger Tochterkern, über welchem das Doppelzentrosom lang ausgezogen ist. Deutliche Doppelstrahlung der beginnenden neuen Teilungsfigur.

Sie verschmelzen dann in kurzer Zeit untereinander zu einem kugligen Bläschen, dem Tochterkern (Fig. 145). Die strahlige Anordnung des Protoplasma wird immer undeutlicher und macht, wenn die Zelle sich

Digitized by Google

rasch wieder zur nächsten Teilung anschickt, einer neu sich ausbildenden Doppelstrahlung Platz (Fig. 150).

Das Studium des lebenden Objektes findet eine Ergänzung an konservierten und gefärbten Eiern, von denen ich eine Reihe von Abbildungen nach Boveri zusammengestellt habe. Die Chromosomen, welche Häkchen bilden, lassen wegen ihrer größeren Zahl und außerordentlichen Kleinheit das feinere, oben beschriebene Detail viel schwieriger als andere, in dieser Hinsicht günstigere Objekte (Ascaris) erkennen: auch die Spindelfasern sind ausnehmend zart; die Zentrosomen sind viel schwerer als bei Ascaris darzustellen und zu deuten und zeigen, wie Boveri beschrieben hat, interessante Besonderheiten; die Strahlenfiguren dagegen (Astrosphären) sind besser als bei vielen anderen Objekten ausgeprägt und wie im lebenden, so auch im konservierten Zustand zum Studium sehr geeignet. Die Rekonstruktion des Kerns in der Telophase liefert, — was bei den Eizellen im allgemeinen der Fall ist, — andere Bilder als in den Gewebszellen.

Wenn wir nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen zum genaueren Studium der einzelnen Präparate übergehen, so zeigt uns Fig. 146 die zweite Phase der Teilung, die zarte Spindel mit der Aequatorialplatte der Chromosomen. Das Zentrosom bietet im Vergleich zu Ascaris und den Gewebszellen einen wesentlich anderen Anblick dar; es ist eine relativ große Kugel, zusammengesetzt aus allerfeinsten, durch Heidenhains Hämatoxylin schwarz gefärbten Körnchen, umgeben von einer schmalen hellen Zone und einer kräftig ausgeprägten Astrosphäre. Seine Vergrößerung wird von Boveri, worin ich mich ihm anschließe, auf eine in der Meta- und Anaphase eintretende Imbibition mit Flüssigkeit zurückgeführt. Sie hat in Fig. 147, dem Reagentienbild der nach dem Leben gezeichneten Fig. 143, noch zugenommen, ebenso wie der helle Hof um das in Körnchen aufgelöste Zentrosom. Die Tochterchromosomen sind in zwei Gruppen auseinandergewichen, zwischen denen sich die zarten Verbindungsfäden der Zentralspindel ausspannen. Beim Uebergang der dritten in die vierte Phase beginnt sich die Zentrosomensubstanz wieder zu verdichten, indem die einzelnen Körnchen zu einer dünnen, den Spindelpolen breit aufsitzenden Scheibe zusammentreten, welche uns Fig. 148 von der Kante in einem großen Hof von hellem, körnchenfreiem Plasma zeigt. Die einzelnen, in zwei Gruppen verteilten Tochterchromosomen sind durch Aufnahme von Kernsaft angeschwollen und weniger stark färbbar geworden. Die Anschwellung nimmt in der Endphase, deren Beginn in Fig. 149, einer Ergänzung zu Fig. 144 dargestellt ist, rasch zu und läßt einen Haufen kleiner Kernbläschen (Karyosomen) entstehen, deren Zahl der Zahl der ursprünglichen Chromosomen entspricht und in denen die chromatische Substanz in feinen Körnchen, namentlich nach der Oberfläche zu, verteilt ist. Die Astrosphären, die Köpfe der im lebenden Objekt zu sehenden Hantelfigur, sind stark in die Breite gezogen und schließen das wieder stark veränderte Zentrosom ein, das zu einem schwarz gefärbten, in der Mitte verdünnten Stab umgewandelt und, wie der weitere Verlauf lehrt, in Zweiteilung begriffen ist.

In Fig. 150 ist der erste Furchungsprozeß beendet: durch Verschmelzung der Kernbläschen ist wieder ein einziger bläschenförmiger Kern mit zerstreuten größeren und kleineren Chromatinkörnchen entstanden. Da die zweite Teilung sich an die erste normalerweise rasch anschließt, machen sich schon die Vorbereitungen zu ihr bemerkbar. Das schon in Fig. 149 in Teilung begriffene, stäbchenförmige Zentrosom

hat sich wie ein Bügel um den Tochterkern herumgelegt. Seine Enden sind zu den beiden Tochterzentrosomen, die nur noch durch einen feinen Stiel zusammenhängen, verdickt und zu den Mittelpunkten zweier neuer Strahlensysteme geworden, welche die alte Sphäre verdrängt haben. Zwischen den gegeneinander abgeplatteten Flächen der beiden Tochterzellen liegen ein paar in HEIDENHAINS Hämatoxylin schwarz gefärbte Kügelchen, die aus einem Teil der Verbindungsfasern der Spindel hervorgegangen sind und somit den Zwischenkörperchen von FLEMMING entsprechen.

Der Durchschnürungsprozeß nimmt an sehr großen Eiern, bei denen viel Dottermasse zu bewältigen ist, wie z. B. bei den Froscheiern, geraume Zeit für sich in Anspruch; daher kann hier sogar die zweite Teilung schon beginnen, ehe noch die erste ganz vollendet ist. Bei den Froscheiern läßt sich hierbei eine interessante Erscheinung beobachten, welche unter dem Namen des Faltenkranzes von M. SCHULTZE (VIII 1863) beschrieben worden ist (Fig. 151). Die erste Furche beginnt zunächst auf der nach oben gekehrten, pigmentierten Hemisphäre des Eies in einem kleinen Bezirk aufzutreten; sie nimmt, indem sie in die Substanz tiefer einschneidet, an Länge zu und dehnt sich im Laufe einer halben Stunde um die ganze Peripherie der Kugel aus, so daß sie auf der nach abwärts gekehrten, hellen Fläche am spätesten sichtbar wird und von hier aus auch am wenigsten tief in den Dotter eindringt. Bei ihrem Auftreten erscheint nun die erste Furche nicht glatt, sondern

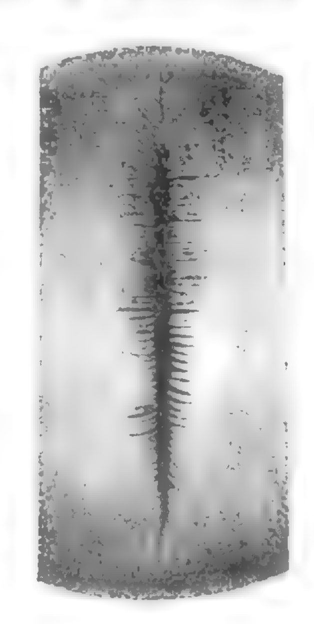


Fig. 151. **Stück von der oberen Hemisphäre eines Eies von Rana temporaria eine Viertelstunde nach dem Sichtbarwerden der ersten Furche, zur Zeit, wo der Faltenkranz am schärfsten und schönsten ausgebildet ist.** Nach MAX SCHULTZE Taf. I, Fig. 2.

sie ist — am deutlichsten zur Zeit, wo sie ein Drittel der Länge des Eiumfanges erreicht hat — mit zahlreichen kleinen Furchen besetzt, welche meist unter rechtem Winkel zu beiden Seiten in sie einmünden (60—100 auf jeder Seite, Fig. 151). So entsteht ein höchst anziehendes Bild, vergleichbar einem langen, tiefen Gebirgstal, von welchem nach beiden Seiten kleine, kurze Seitentäler in großer Zahl abgehen. Je weiter die Teilung fortschreitet, und die Hauptfurche tiefer wird, um so mehr nehmen die Seitenfurchen an Zahl ab und verschwinden endlich ganz.

Der so eigentümlich und scharf ausgebildete Faltenkranz ist ein Phänomen, welches mit der Zusammenziehung des Protoplasma bei der Einschnürung zusammenhängt.

d) Teilung pflanzlicher Zellen.

Um die große Uebereinstimmung im Verlauf des Kernteilungsprozesses im Tier- und Pflanzenreich zu veranschaulichen, diene der protoplasmatische Wandbeleg des Embryosackes von Fritillaria imperialis. Es ist dies ein zum Studium der Kernfiguren außer-

Digitized by Google

ordentlich geeignetes Objekt, — nicht minder empfiehlt sich auch der Embryosack anderer Liliaceen, — weil das Protoplasmahäutchen ungemein dünn ist und zu geeigneten Zeiten untersucht, sehr viele Kerne auf verschiedenen Phasen der Teilung beherbergt (STRASBURGER VIII 1875 bis 1888, GUIGNARD VIII 1884).

Der große, ruhende Kern besitzt ein feinmaschiges Liningerüst (Fig. 152 A), auf dessen Oberfläche zahlreiche kleine Chromatinkörnchen ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Die Nukleolen sind in Mehrzahl vorhanden; sie sind von verschiedener Größe und liegen zwischen den Maschen des Gerüstwerks, demselben anhängend. Bei der Vorbereitung zur Teilung läßt STRASBURGER sich das ganze Gerüstwerk in einige vielfach gewundene, ziemlich dicke Fäden umbilden (Fig. 152 B); er beschreibt an ihnen eine ähnliche Querstreifung (Fig. 152 C), wie sie BALBIANI (III 1881) an Kernen von Chironomuslarven (Fig. 20) beobachtet hat, und erklärt sie in der Weise, daß der Faden aus vielen hintereinander aufgereihten Chromatinscheiben aufgebaut sei, zwischen welche sich dünne Scheidewände von Linin trennend hineinschieben.

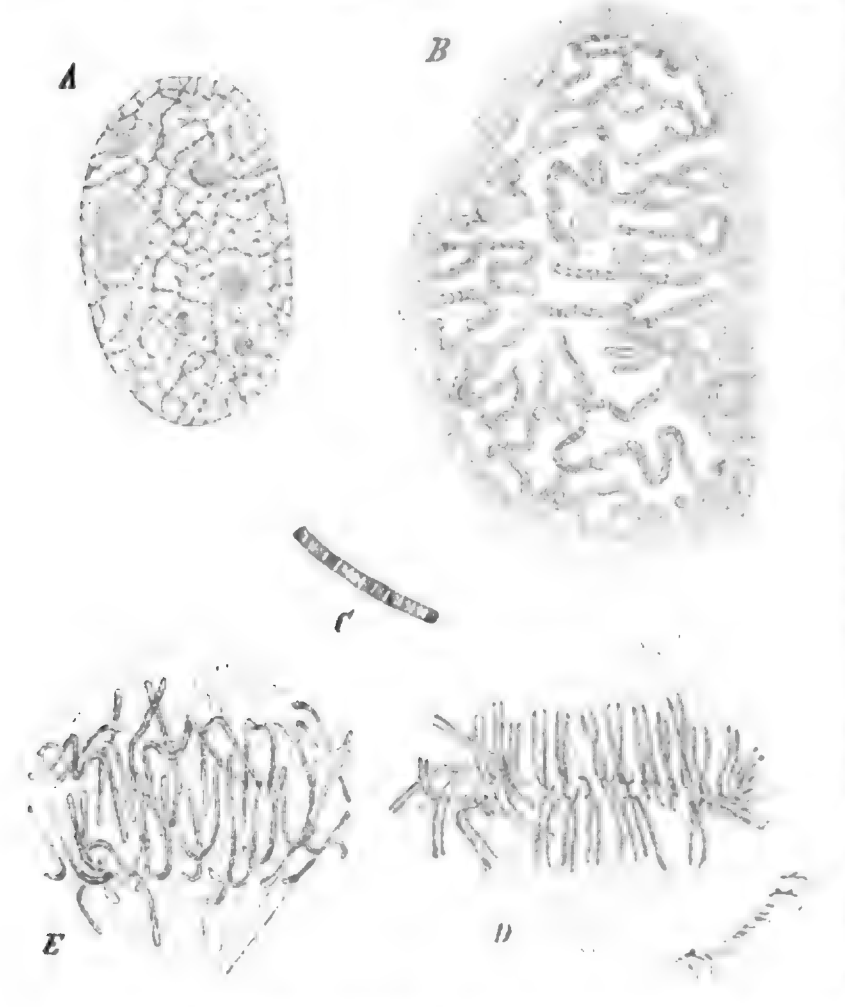


Fig. 152. **Fritillaria imperialis. Ein ruhender Zellkern und Teilungsphasen der Zellkerne, dem freigelegten protoplasmatischen Wandbeleg entnommen.** Nach STRASBURGER, Botan. Praktikum. A ein ruhender Zellkern, B ein dickfadiger, noch unsegmentierter Knäuel, C ein Stück dieses Kernfadens, stärker vergrößert. D eine Kernspindel mit längsgespaltenen Segmenten, E die Trennung und Umlagerung der Tochtersegmente. A, B, D und E 800mal, C 1100mal vergrößert.

Im weiteren Verlauf löst sich die Kernmembran auf; die Nukleolen zerfallen in kleinere Körnchen und verschwinden, die Chromatinfäden verkürzen und verdicken sich und liefern 24 Chromosomen; es bildet sich eine typische, aus zahlreichen feinsten Fasern zusammengesetzte Spindel aus, in deren Mitte sich die Kernsegmente zum Kranz anordnen (Fig. 152 D). An den beiden Enden der Spindel konnten bei den phanerogamen Pflanzen Zentriolen nicht nachgewiesen werden; ebenso fehlen Astrosphären entweder ganz oder sind nur sehr schwach ausgeprägt.

Auf dem Höhepunkt des Teilungsprozesses spalten sich die Chromosomen ihrer Länge nach. Dann weichen die Tochtersegmente nach den

Digitized by Google

beiden Polen zu auseinander, je 24 nach jeder Seite (Fig. 152 E), und liefern so die Grundlage für die Tochterkerne, die sich wieder in ähnlicher Weise, wie es für Salamandra maculata beschrieben wurde, anlegen. Sowie die Tochterkerne bläschenförmig werden, treten mehrere Nukleolen in ihnen auf.

Wenn sich bisher eine fast vollständige Uebereinstimmung mit der tierischen Kernteilung ergeben hat, so zeigt sich uns jetzt am Schluß des ganzen Prozesses noch eine bemerkenswerte und interessante Abweichung in der Entstehung der sogenannten Zellplatte. Zu ihrem Studium sind Teilstadien von Pollenmutterzellen und andere Objekte geeigneter als der bisher der Beschreibung zugrunde gelegte Embryosack von Fritillaria; denn es folgt bei ihm die Zellteilung erst nach längerer Zeit der Kernteilung nach.

Die folgende Darstellung bezieht sich daher auf Pollenmutterzellen von Fritillaria persica (Fig. 153). Wenn bei diesen die Tochtersegmente in zwei Gruppen auseinander gewichen sind, so spannen sich zwischen ihnen feine Verbindungsfäden aus, die STRASBURGER (VIII 1888) von den mittleren Abschnitten der Spindelfasern ableitet (Fig. 153 f). In der Mitte der Verbindungsfäden entstehen nach kurzer

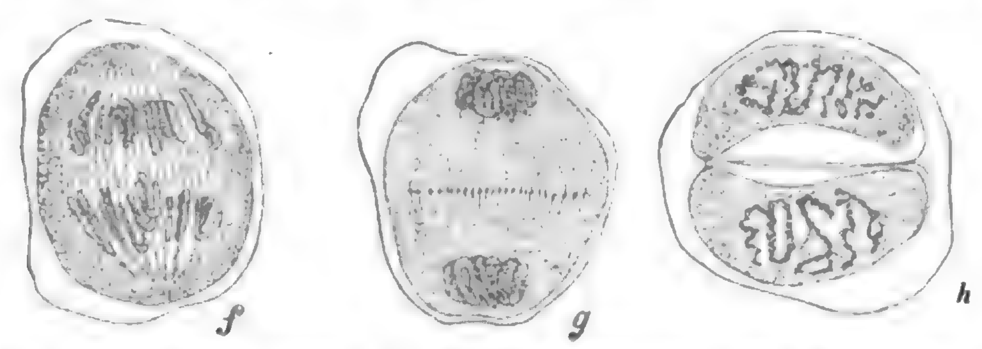


Fig. 153. **Drei Teilstadien der Pollenmutterzellen von Fritillaria persica.** Nach STRASBURGER. *f* Auseinanderweichen der Tochtersegmente. *g* Bildung der Tochterknäuel und der Zellplatte. *h* Verlauf des Kernfadens in den Tochterkernen und ausgebildete Zellulosescheidewand. Vergr. 800mal.

Zeit kleine Anschwellungen, die als glänzende Körner erscheinen (Fig. 153 g). Sie sind höchst regelmäßig so angeordnet, daß sie auf dem optischen Durchschnitt in einer Reihe nebeneinander zu liegen kommen. In ihrer Gesamtheit stellen sie also eine aus Körnchen zusammengesetzte, in der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen in der Teilungsebene gelegene Scheibe dar, die „Zellplatte“ STRASBURGERS. Ein Rudiment derselben bei tierischen Zellen glaubt FLEMMING (VIII 1891) in den oben (p. 194) beschriebenen, an einzelnen Objekten aufgefundenen Zwischenkörperchen wiederzuerkennen.

Die Zellplatte steht nun bei den Pflanzen zur Bildung der Zellulosescheidewand, mit welcher der ganze Teilungsprozeß seinen letzten Abschluß findet, in inniger Beziehung (Fig. 153 h). „Sie dehnt sich schließlich“, wie STRASBURGER beschreibt, „über den ganzen Durchmesser der Zelle aus; ihre Elemente verschmelzen und bilden eine Scheidewand, welche die Mutterzelle in zwei Tochterzellen halbiert“. Ein dünnes Zellulosehäutchen läßt sich bald in ihr nachweisen. Währenddem verschwinden die Verbindungsfäden, zunächst in der Nähe der Tochterkerne, dann auch im Bereich der Scheidewand aus Zellulose.

Während Zentriolen und die zu ihnen gehörigen Plasmastrahlungen bei den meisten Pflanzen während der Karyokinese und auch in der

Digitized by Google

ruhenden Zelle vermißt werden, sind sie bei niederen Kryptogamen, z. B. bei Fucaceen, beobachtet worden. Wenn ihr bläschenförmiger Kern sich zur Teilung vorbereitet, tritt an der Oberfläche seiner Kernmembran in ähnlicher Weise wie bei vielen tierischen Zellen ein Zentriol mit einer Strahlensphäre auf und teilt sich in zwei Tochterzentriolen, die an der Kernperipherie auseinanderweichen (Fig. 154). Während sich die Kernmembran auflöst, entsteht eine typische Kernspindel (Fig. 155), in deren Mitte sich die Chromosomen zu einem Mutterstern anordnen, während an ihre Enden die beiden Zentriolen mit ihren Strahlensystemen zu liegen kommen. So gleicht die Kernteilungsfigur (Fig. 155) der Fucuszelle fast Punkt für Punkt einer tierischen Mitose.

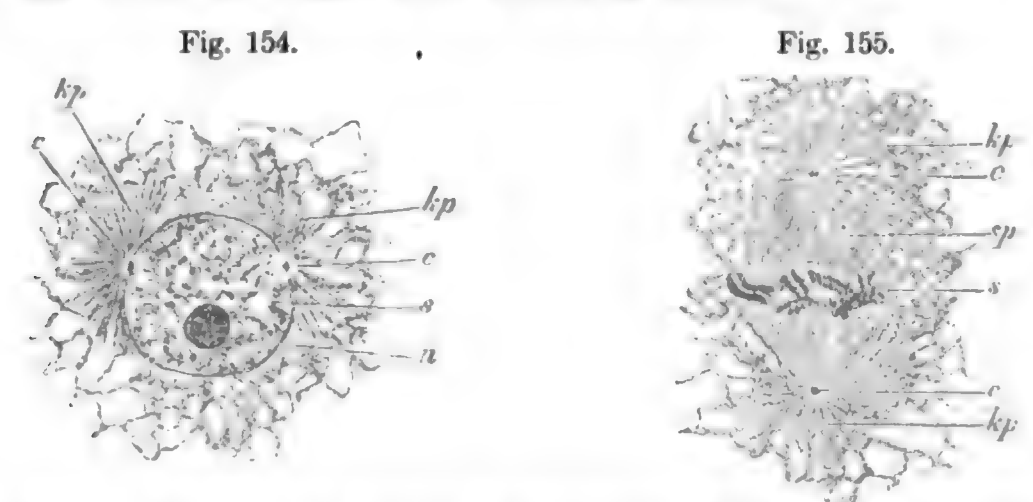


Fig. 154. **Ein sich zur Teilung anschickender Kern aus einer Keimpflanze der braunen Meeresalge Fucus serratus.** Die aus der Teilung des einen Zentriols hervorgegangenen 2 Zentriolen sind bereits eine Strecke weit auseinandergerückt. *kp* Protoplasmastrahlung um das Zentriol (Astrosphäre), *s* Chromosomen, *n* Nucleolus. Nach STRASBURGER.

Fig. 155. **Eine Kernspindel mit längsgespaltenen Chromosomen in der Kernplatte aus einer Zelle der Keimpflanze der braunen Meeresalge, Fucus serratus.** *c* Zentriolen, *kp* Strahlungen um die Zentriolen, *sp* Spindelfasern, *s* längsgespaltene, die Kernplatte bildende Chromosomen. Nach STRASBURGER. Vergr. 1000.

e) Beispiele von karyokinetischen Teilungsfiguren bei einzelligen Organismen.

Auch bei einzelligen Organismen sind karyokinetische Prozesse schon häufig beobachtet worden: bei Infusorien, Rhizopoden, Noktiluken, Flagellaten, Gregarinen, einzelligen Algen etc.; sie lassen aber in der Regel Eigentümlichkeiten und Abweichungen in dieser und in jener Richtung erkennen, deren Studium von allgemeinem Interesse ist. Hier kann nur auf einige wenige Beispiele eingegangen werden.

Wie schon seit langer Zeit bekannt ist (BALBIANI XI 1861), wandeln sich bei den Infusorien die kleinen Nebenkerne zu typischen faserigen Spindeln um, wobei sie auf allen Stadien gegen das Protoplasma durch eine feine Kernmembran scharf abgegrenzt bleiben. Sie vergrößern sich durch Imbibition mit Flüssigkeit, strecken sich dabei in einer Richtung und wandeln sich zunächst zu einem ovalen Körper, dann zu einer Sichel, endlich zu einer typischen Spindel um (BÜTSCHLI VIII 1876, RICHARD HERTWIG XI 1889). Der Inhalt des Nebenkerns läßt achromatische und chromatische Substanz unterscheiden. Jene ordnet sich, je mehr der Kern gestreckt wird (Fig. 157), um so deutlicher zu feinen Fasern an, die von einem Ende der Spindel zum anderen in welligen

Linien verlaufen. Das Chromatin ist in den Anfangsstadien ein Haufen allerfeinster Körnchen, die sich in der Anaphase auf der Mitte der Spindelfasern verteilen und hier eine Art von Aequatorialplatte erzeugen. Später (Fig. 158) trennt sich dieselbe in zwei Seitenplatten, die nach den Spindelenden auseinanderweichen, wie es dem Dyasterstadium der Metazoenkerne entspricht. Zuletzt schnürt sich die Spindel in der Mitte ein (Fig. 158) und nimmt eine typische Hantelform an, an der man zwei ovale Endanschwellungen und ein Mittelstück unterscheiden kann. „Die Hantelköpfe bewahren die faserige Spindelstruktur und haben auch anfangs eine deutliche Chromatinplatte, welche sich später in einen Haufen feinster Körnchen auflöst. Das Mittelstück dagegen verändert seine Struktur in gleichem Maße, als es sich zum Zweck der Teilung in die Länge streckt und dünner wird. Solange es noch kurz und gedrungen ist, setzt es die Faserung der Hantelköpfe fort; bei mittlerer Streckung sieht man nur zwei seitliche Konturen und einen feinen axialen Faden, welcher die Faserung der Hantelköpfe in sich vereint. Kurz vor der Durchschnürung kann man auch diesen Unterschied nicht mehr machen, und das Verbindungsstück ist ein einziger strukturloser, feiner Faden, der zuletzt auch schwindet."

Fig. 156. Fig. 157. Fig. 158.

Fig. 156–158. **Teilung der Nebenkerne der Infusorien (Paramaecium).** Nach RICHARD HERTWIG aus WILSON.

Fig. 156. Vergrößerung des Nebenkerns und Umwandlung zur Spindel. In der Mitte die Chromosomen: an den Enden die Polplatten.

Fig. 157. Streckung der Spindel. Zwischen den Tochterplatten breiten sich Verbindungsfäden aus.

Fig. 158. Teilung der Mutterspindel in zwei durch einen Stiel verbundene Tochterspindeln.

An der Infusorienspindel fehlen Zentrosomen, und damit hängt es wohl auch zusammen, daß eine sichtbare Anteilnahme des Protoplasma an den Kernveränderungen vollständig zu fehlen scheint. Denn auf keinem Stadium sind auch nur Andeutungen von Astrosphären zu bemerken. Das Protoplasma scheint sich bei der Karyokinese der Infusorien im Unterschied zu tierischen Zellen ganz passiv zu verhalten.

Unter den Rhizopoden ist die Kernteilung am genauesten bei Actinosphaerium durch RICHARD HERTWIG (VIII 1898) und BRAUER (VIII 1894) untersucht worden. Bei freilebenden Tieren ist häufig im bläschenförmigen Kern alles Chromatin zu einem großen, nucleolusartigen Gebilde, dem Chromatinkörper, konzentriert (Fig. 159). Bei beginnender Karyokinese lockert sich seine Substanz und verteilt sich in feinen Chromatinkörnchen auf dem achromatischen Gerüst (Fig. 160). Das Protoplasma nimmt hier früh an der Kernteilungsfigur teil, indem es an zwei Polen des noch kugligen und bläschenförmigen Kerns zwei kegelförmige Aufsätze bildet, die wie zwei durch den Kern getrennte Spindelhälften aussehen. Sie zeigen eine feinfaserige Beschaffenheit und werden die „polaren Protoplasmakegel" genannt. Zwischen ihnen

Digitized by Google

plattet sich der Kern, der seine Abgrenzung gegen das Protoplasma in den ersten Phasen verliert (Fig. 161), zu einer Linse oder Scheibe ab und sondert sich in drei verschiedene Teile. Einmal sammelt sich an den abgeplatteten Kernpolen, wo sie die Basis der Protoplasmakegel berühren, eine homogene, im Leben hellglänzende, nach HEIDENHAINscher Hämatoxylinfärbung schwarz tingierte Substanz an, die Polplatte; zweitens differenziert sich das achromatische Gerüst in sehr feine Fasern, die von einer zur anderen Polplatte hinziehen und den Zentralspindelfasern vergleichbar sind. Durch Querfädchen sollen sie untereinander zusammenhängen. Drittens gruppieren sich die Chromatinkörnchen in der Mitte des Kerns zu einer Aequatorialplatte. Aus ihr entstehen dann, wahrscheinlich durch Spaltung der Körnchen und Trennung in zwei

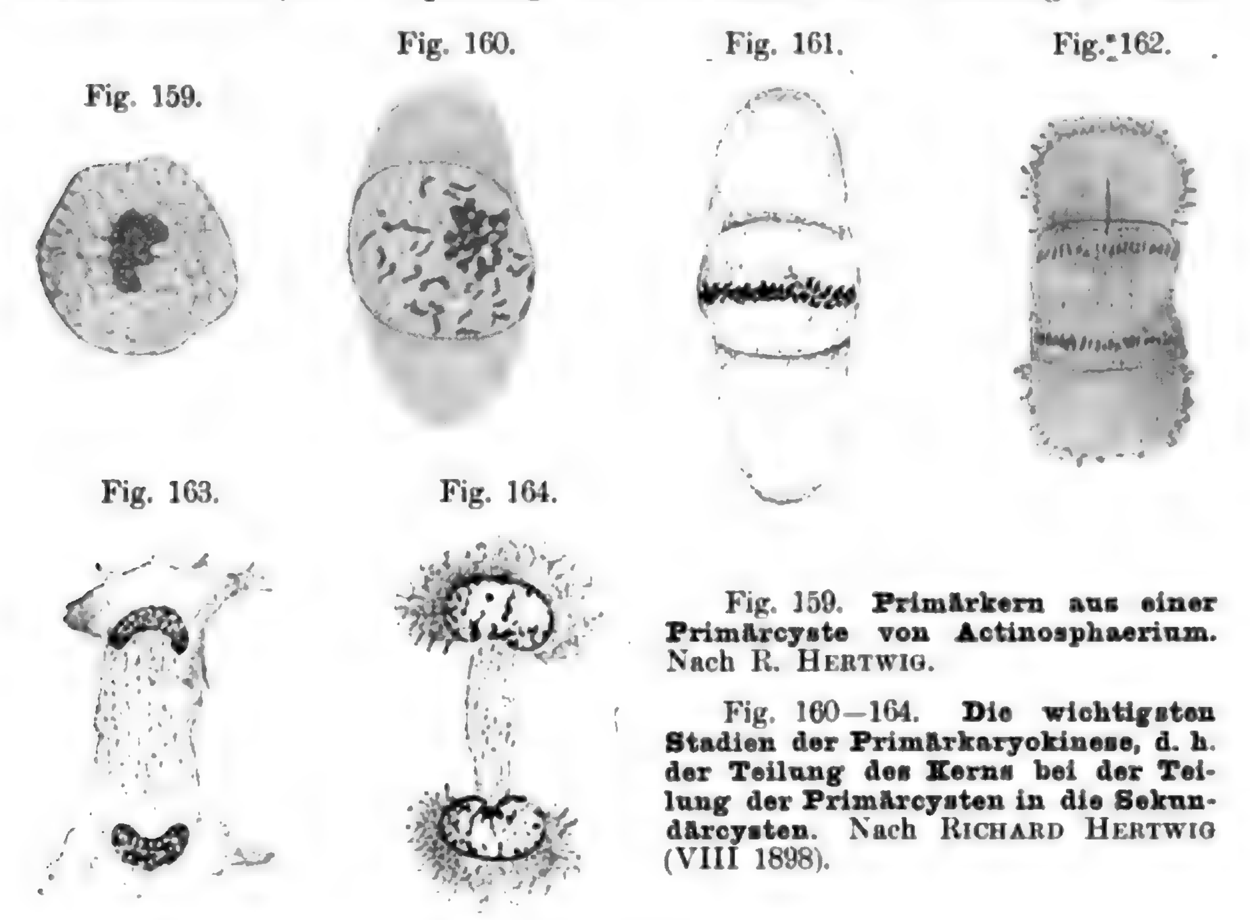


Fig. 159. **Primärkern aus einer Primärcyste von Actinosphaerium.** Nach R. HERTWIG.

Fig. 160—164. **Die wichtigsten Stadien der Primärkaryokinese, d. h. der Teilung des Kerns bei der Teilung der Primärcysten in die Sekundärcysten.** Nach RICHARD HERTWIG (VIII 1898).

Gruppen, die beiden Tochter- oder Seitenplatten, die auseinanderweichen und bis dicht an die Polplatten heranrücken (Fig. 162). Diese haben sich mittlerweile weiter voneinander entfernt und den Spitzen der Protoplasmakegel mehr genähert, die entsprechend niedriger geworden sind.

Wenn Pol- und Seitenplatten einen ziemlich beträchtlichen Abstand voneinander erreicht haben, bilden sich aus ihnen durch Saftaufnahme zwei bläschenförmige Kerne (Fig. 163 und 164), an denen die polaren Protoplasmakegel und das Verbindungsstück verschwinden, weil sie ihre Abgrenzung gegen die übrige Zellsubstanz verlieren. Diese hat sich während des ganzen Verlaufes ebensowenig wie bei den Infusorien durch Strahlenbildung an der Karyokinese beteiligt. Ebenso fehlen Zentriolen.

Dagegen werden Zentriolen merkwürdigerweise bei den Kernteilungen gefunden, welche zur Entstehung von Richtungskörpern führen, die auch bei Actinosphaerium vor der Befruchtung nachgewiesen worden sind. Zum Vergleich sind auch solche etwas abweichende Kernformen

Digitized by

in den Fig. 165—169 aus der Monographie von Richard Hertwig abgebildet worden.

Welchen Bildungen der typischen Karyokinese man die Polplatten vergleichen soll, läßt sich zurzeit nicht genauer bestimmen. Sie werden in ähnlicher Weise auch noch bei manchen anderen Formen der Einzelligen, besonders ausgeprägt z. B. bei Spirochona (Richard Hertwig VIII 1877) beobachtet. Die Konzentration des Chromatins zu einem größeren, kompakten, nucleolusartigen Körper, aus dessen Auflockerung in der Prophase die Chromosomen ihren Ursprung nehmen, ist auch noch in einigen anderen Fällen nachgewiesen und unter anderem bei Spirogyra durch Meunier, Moll und Henneguy genau verfolgt worden.

Fig. 165.

Fig. 166.

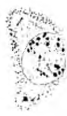


Fig. 167.

Fig. 168.

Fig. 169.

Fig. 165—169. **Fünf Stadien der Veränderungen, welche der Kern von Actinosphaerium während der Richtungskaryokinese erfährt.** Nach R. Hertwig (VIII 1898).

Fig. 165. Kern mit einfachem Protoplasmakegel und einem Zentriol.

Fig. 166. Kern mit zwei Protoplasmakegeln und zwei Zentriolen.

Fig. 167. Spindelfigur mit Aequatorialplatte.

Fig. 168. Spindelfigur mit zwei Tochterplatten.

Fig. 169. Bildung zweier bläschenförmiger Kerne, von welchen der nach oben gelegene und der Oberfläche des Actinosphaerium zugekehrte dem Kern einer Polzelle gleichwertig ist.

Eine interessante Besonderheit bietet die Karyokinese nach den Untersuchungen von Keuten (VIII 1895) bei Euglena viridis. Bei ihr trägt der ruhende Kern (Fig. 170) in seiner Mitte einen nucleolusartigen Körper, der wegen der Rolle, die er bei der Teilung spielt, Nukleozentrosoma genannt wird. In seinem Umkreis ist das Chromatin, das immerfort Fadenform beibehält, in stäbchenartigen, radiär gestellten Gebilden angeordnet. Bei Beginn der Teilung streckt sich das Nukleozentrosoma in die Länge (Fig. 171). Seine Enden schwellen keulenförmig an, während sich die Mitte mehr und mehr verdünnt (Fig. 172), immer weniger färbt und schließlich zu einem langen, feinen Faden auszieht (Fig. 173). Bei Beginn der Streckung haben sich die chromatischen Stäbchen um die Mitte des langgestreckten Nukleozentrosomas wie im

Stadium der Aequatorialplatte angeordnet (Fig. 171); sie spalten sich hierauf der Länge nach und weichen zur Zeit, wo das Nukleozentrosoma eingeschnürt wird, in zwei Gruppen auseinander (Fig. 172 u. 173). Indem zuletzt der Verbindungsfaden des Nukleozentrosomas einreißt, bilden sich aus seinen keulenförmigen Enden und den im Umkreis von ihnen gelegenen Zentrosomen zwei bläschenförmige Kerne von der anfangs angegebenen Beschaffenheit (Fig. 174). Das auffallendste Merkmal in der Karyokinese von Euglena bietet das Nukleozentrosoma dar, von welchem KEUTEN bemerkt, daß es von vornherein auf die künftige Richtung der Kernteilung und auf die Bewegung der Chromosomen bestimmend wirkt und somit den ganzen Kernteilungsvorgang beherrscht. Es ersetzt daher gewissermaßen das Zentriol und die Zentralspindel.

Fig. 170.

Fig. 171.

Fig. 172.

Fig. 173.

Fig. 174.

Fig. 170—174. **Kernteilungsstadien von Euglena nach Schnittpräparaten** von KEUTEN.

Fig. 170. Eine Euglena viridis und ihr Kern im Ruhezustand.

Fig. 171. Kern in Vorbereitung zur Teilung. Das Nukleozentrosoma hat sich gestreckt und in der Mitte eingeschnürt. Das Chromatin ist in schleifenförmigen Chromosomen angeordnet.

Fig. 172. Die beiden keulenförmigen Enden des Nukleozentrosoma haben sich weiter voneinander entfernt, das mittlere Verbindungsstück ist stark ausgezogen. Die Chromosomen sind in zwei Gruppen auseinandergewichen.

Fig. 173. Die Chromosomen sammeln sich um die Polstücke des Nukleozentrosoma, dessen Mittelstück als feinste Linie noch eben sichtbar ist.

Fig. 174. Durch Teilung entstandenes, ruhendes Exemplar von Euglena mit zwei Tochterkernen, deren jeder ein Nukleozentrosom enthält.

f) Isoliert dastehende Abweichungen von der gewöhnlichen Karyokinese.

Eine interessante Eigentümlichkeit der Karyokinese, welche sich bisher nur in wenigen Fällen hat nachweisen lassen, ist die durch BOVERI entdeckte

Chromatindiminution.

Sie beruht darauf, daß bei der Entwicklung der Zellengenerationen, die aus dem befruchteten Ei hervorgehen, auf einem bestimmten Stadium im Verlauf der Karyokinese Bestandteile der einzelnen Chromosomen abgestoßen werden und daß infolgedessen die Konstitution des Kerns eine Abänderung erfährt. Nachdem der Vorgang, den man als Chromatindiminution bezeichnet hat, von BOVERI 1887 bei Ascaris megalocephala zuerst bemerkt worden ist, hat er nicht nur an demselben Objekt vielfach Bestätigung gefunden (ZOJA, HERLA, ZUR STRASSEN), sondern ist auch in etwas modifizierter Weise bei anderen Nematoden,

Digitized by Google

wie bei Ascaris lumbricoides, durch O. Meyer und K. Bonnevie, sowie in der Oogenese von Dytiscus durch Giardina nachgewiesen worden. Bei Ascaris megalocephala univalens ist der Hergang nach Boveri folgender:

Wenn die aus der Teilung des befruchteten Eies entstandenen zwei Zellen sich zu einer neuen Teilung anschicken, bilden sich wieder zwei Chromosomen, welche jetzt aber in jeder Zelle ein verschiedenes Aus-

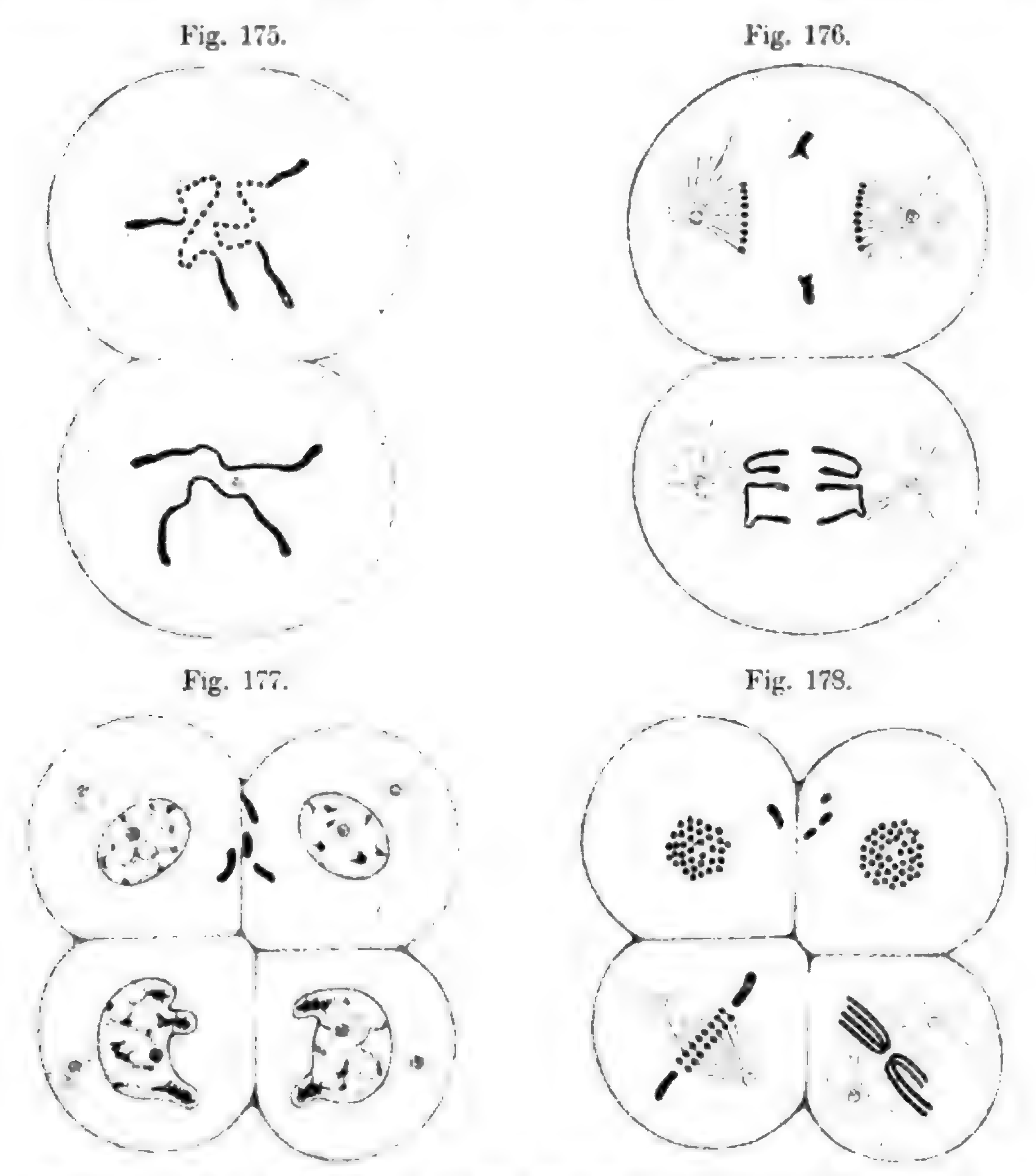


Fig. 175—178. **Vier Stadien aus der Furchung von Ascaris megalocephala univalens**, um die Chromatindiminution zu erläutern. Nach Boveri.

sehen darbieten: in der einen, welche in Fig. 175 nach unten liegt, sind sie wie bei der ersten Teilung beschaffen, in der anderen, nach oben gelegenen, ist der dünnere mittlere Abschnitt jedes Chromosoms in eine einfache Reihe von Körnern zerfallen, während nur die verdickten Enden wie früher homogen geblieben sind. Wir bezeichnen den ersten Zustand als Modus A, den zweiten als Modus B. Während der Meta- und Anaphase wird der Gegensatz zwischen Modus A und B ein immer größerer.

In der unteren Zelle spalten sich die beiden Kernschleifen (Fig. 176) der Länge nach in der gewöhnlichen, auf p. 196 beschriebenen Weise; in der oberen Zelle dagegen bildet sich aus den Teilstücken, in welche das große Chromosom zerfallen ist, eine Aequatorialplatte aus vielen kleinen Chromosomen, die aus dem Zerfall des mittleren Abschnittes der beiden großen hervorgegangen sind. Die vielen kleinen Chromosomen spalten sich weiterhin und weichen zu den beiden Tochterplatten auseinander. Dagegen nehmen die nicht in kleinere Stücke zerlegten kolbigen Enden der ursprünglichen Mutterchromosomen an der Karyokinese nicht mehr teil, sie liegen der Mitte der Spindel von außen unregelmäßig an und bleiben, während sich der bläschenförmige Ruhezustand der Tochterkerne ausbildet, nahe der Teilungsebene im Dotter liegen (Fig. 179) und werden allmählich aufgelöst.

Fig. 179.

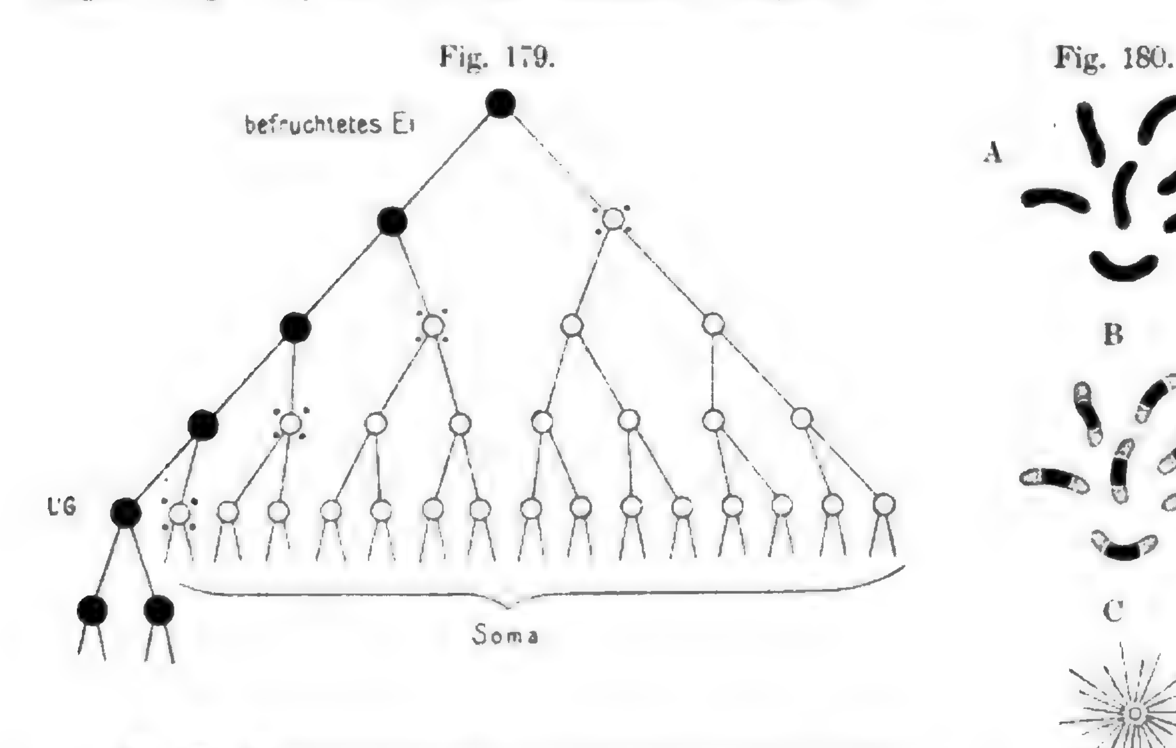
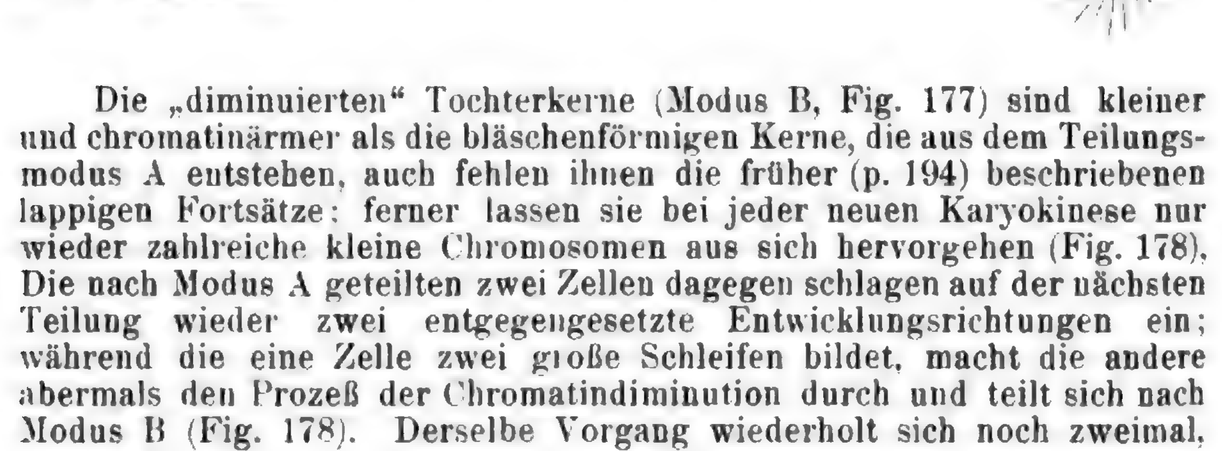


Fig. 180.

Fig. 179. **Furchungsschema von Ascaris megalocephala.** Nach BOVERI.

Fig. 180 A—C. **Schemata der Chromatindiminution bei Ascaris lumbricoides.** Nach BOVERI. A Urchromosomen. B Differenzierung derselben in den persistierenden mittleren Teil und in die dem Untergang bestimmten Enden. C Die diminuierten Chromosomen in die Spindel eintretend, die abgestoßenen Enden davon ausgeschlossen.



Die „diminuierten" Tochterkerne (Modus B, Fig. 177) sind kleiner und chromatinärmer als die bläschenförmigen Kerne, die aus dem Teilungsmodus A entstehen, auch fehlen ihnen die früher (p. 194) beschriebenen lappigen Fortsätze; ferner lassen sie bei jeder neuen Karyokinese nur wieder zahlreiche kleine Chromosomen aus sich hervorgehen (Fig. 178). Die nach Modus A geteilten zwei Zellen dagegen schlagen auf der nächsten Teilung wieder zwei entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen ein; während die eine Zelle zwei große Schleifen bildet, macht die andere abermals den Prozeß der Chromatindiminution durch und teilt sich nach Modus B (Fig. 178). Derselbe Vorgang wiederholt sich noch zweimal,

Digitized by Google

bei der Teilung der 8 in 16 und der 16 in 32 Zellen; er spielt sich also im ganzen viermal ab. BOVERI hat dies in einem Furchungsschema (Fig. 179) dargestellt, „in welchem der schwarze Kreis eine Zelle mit ursprünglichem Kern, der weiße eine solche mit diminuiertem Kern, der von vier schwarzen Punkten umgebene weiße Kreis eine Zelle bedeutet, in der die Diminution stattfindet. Zuletzt bleibt eine Zelle mit ursprünglichem Kern übrig; das ist die Urgeschlechtszelle (*GU*)". Von ihr leiten sich durch Teilungen nach dem Modus A die Ei- und Samenzellen des Embryos ab; alle übrigen Zellen, welche die „Chromatindiminution" (Modus B) erfahren haben, bauen die übrigen Gewebe des Körpers auf (Somazellen nach WEISMANN).

Bei Ascaris lumbricoides ist der Verlauf ein etwas abweichender, da hier die Chromosomen von vornherein sehr zahlreich (ca. 48) und entsprechend klein sind. Ein Zerfall eines größeren in kleinere Chromosomen findet daher in diesem Falle nicht statt. Die Diminution kommt in der Weise zustande, daß jedes Chromosom sich in einen mittleren Teil und zwei Endabschnitte sondert, wie das Schema (Fig. 180 A—C) erläutert, in welchem von den 48 Elementen nur 7 außerordentlich stark vergrößert dargestellt sind. Die Endstücke werden während der Diminution abgestoßen und später aufgelöst, das Mittelstück aber bleibt als solches erhalten und spaltet sich in der Metaphase in die zwei Tochterchromosomen. Im Unterschied zu Ascaris megalocephala ist somit bei Ascaris lumbricoides die Zahl der Chromosomen in den diminuierten Kernen genau die gleiche wie in den nicht diminuierten. Der Unterschied findet wohl am einfachsten in der Annahme seine Erklärung, daß die so auffällig großen und an Zahl geringen Chromosomen von Ascaris megalocephala zusammengesetzte Elemente sind, die einer Vielheit kleinerer Chromosomen der übrigen Nematoden und der Somazellen des Pferdespulwurms entsprechen. HÄCKER hat vorgeschlagen, solche zusammengesetzte „Sammelchromosomen" als „plurivalente" zu bezeichnen.

Noch eigentümlicher verläuft bei Dytiscus der Diminutionsvorgang. Man vergleiche die Originalabhandlung von GIARDINA oder das Referat von BOVERI (VIII 1904, p. 30—34).

g) Historische Bemerkungen und strittige Fragen der Kernsegmentierung.

Am Anfang der 70er Jahre wurden durch die Arbeiten von BÜTSCHLI (VIII 1876), STRASBURGER (VIII 1875), O. HERTWIG (VIII 1875—78) und FOL (VIII 1877) die Veränderungen, welche der Kern bei der Teilung erfährt, in ihren gröberen Zügen im ganzen richtig dargestellt. Es wurde die faserige Kernspindel, die Ansammlung glänzender, in Karmin sich färbender Körner in der Mitte der Spindel (Kernplatte von STRASBURGER), die hierauf folgende Verteilung der Körner in zwei Gruppen oder in zwei Tochterkernplatten und die Entstehung der bläschenförmigen Tochterkerne aus diesen entdeckt. Ebenso waren die Strahlenfiguren (Sterne, Amphiaster, FOL) an den Enden der Spindel bekannt, und von mir und FOL waren in denselben auch stärker glänzende Körnchen, die Zentriolen, beschrieben, deutlich abgebildet und als Attraktionszentren gedeutet worden. Es war somit endgültig festgestellt, daß bei der Zellteilung keine Kernauflösung (Karyolyse, AUERBACH VIII 1874), sondern eine Kernmetamorphose stattfindet. Indem ich ferner durch meine Untersuchung der Eireife, namentlich bei Asteracanthion und Nephelis, und durch die Entdeckung der

Digitized by Google

inneren Befruchtungserscheinungen gleichzeitig bewies, daß der Eikern keine Neubildung ist, sondern von geformten Substanzteilen des Keimbläschens abstammt und sich mit dem Samenkern, der sich aus dem Kopf des Samenfadens gebildet hat, zum Keimkern vereinigt, ergab sich der wichtige Lehrsatz, daß, wie alle Zellen des tierischen Organismus von der befruchteten Eizelle, so auch alle Kerne vom Kern der Eizelle in ununterbrochener Folge abzuleiten sind. (Omnis nucleus e nucleo.)

Das in den genannten Arbeiten aufgestellte Kern- und Zellteilungsschema hat sich seitdem im wesentlichen als richtig herausgestellt, zugleich aber hat es die Grundlage für zahlreiche weitere Entdeckungen und für zahlreiche Aufgaben gebildet, die ihrer Lösung zum Teil noch immer harren. Die Aufgaben lassen sich kurz in den einen Satz zusammenfassen: Es galt und es gilt zum Teil auch jetzt noch, die bei der Kernteilung stattfindenden und in charakteristischen Figuren in die Erscheinung tretenden Bewegungen der einzelnen mikrochemisch unterscheidbaren Stoffteilchen des Kerns und der Teilungsfiguren noch genauer in allen Einzelheiten zu verfolgen; also die Umlagerungen der Chromatinkörnchen, des Liningerüstes, der Spindelfasern, der Zentriolen, der Nukleolen etc. — Fortschritte in dieser Richtung sind, abgesehen von der Entdeckung günstiger Beobachtungsobjekte, wie der Gewebskerne der Salamanderlarven (Flemming) und der Eier von Ascaris megalocephala (van Beneden), durch den Gebrauch der neu konstruierten Oelimmersionen und Apochromate und durch die bessere Handhabung der Reagentien und Farbstoffe ermöglicht worden.

Am weitesten ist die Forschung zurzeit in dem Studium der durch die Umlagerungen des Chromatins erzeugten Figuren fortgeschritten auf Grund der klassischen Untersuchungen von Flemming (VIII 1879—1891), van Beneden (VIII 1883—1887), Rabl (VIII 1889), Boveri (VIII 1887—1904), Strasburger (VIII 1875—1897), Guignard (VIII 1884) u. a.

Flemming, der besonders die Kernteilung in Gewebszellen von Salamanderlarven verfolgt hat, unterschied mit größter Schärfe an der Kernfigur den achromatischen und den chromatischen Teil, also 1) die sich nicht färbenden Spindelfasern und Plasmastrahlungen und 2) die ihnen oberflächlich aufliegenden gefärbten Kernschleifen, Chromosomen. An diesen machte er auch zuerst (1879) die wichtige, bald durch Retzius (VIII 1881) bestätigte Entdeckung, daß sie sich der Länge nach spalten. Auf diese interessante Erscheinung fiel darauf das klärende Licht, als Heuser (1884), Guignard (1884), van Beneden (1883) und Rabl (1889) an verschiedenen Objekten fanden, daß die Hälften der gespaltenen Fäden nach den Kernpolen auseinanderrücken und die Grundlage für die Tochterkerne abgeben.

Viel weniger genau erforscht sind die Substanzumlagerungen, die mit der Entstehung der Spindel und der Zentriolen und mit der Auflösung der Nukleolen zusammenhängen.

Was die Spindel betrifft, so sind nicht nur über ihre Herkunft, sondern sogar über ihren Bau sehr verschiedene Ansichten geäußert worden, die zum Teil darauf beruhen, daß in der Tat bei einzelnen Objekten Unterschiede vorhanden sind. Während die ersten Beobachter der Ansicht waren, daß die Spindel aus feinsten Fäserchen zusammengesetzt sei, die sich kontinuierlich von Pol zu Pol erstrecken, ließen van Beneden (VIII 1887) und Boveri (VIII 1888, 1890) die Spindel im Aequator unterbrochen sein und stellten der alten die neue Lehre entgegen, daß die Spindel aus zwei gesonderten Halbspindeln aufgebaut sei (Fig. 140). Die Halbspindeln ließen sie mit den Enden ihrer Fasern sich direkt an die Kernsegmente ansetzen; sie begründeten darauf eine Mechanik der Kernteilung, indem sie annahmen,

daß nach der Spaltung der Segmente in die Tochtersegmente diese durch eine Verkürzung oder Kontraktion der an ihnen anhaftenden Spindelfasern wie durch Muskelfäden nach den entgegengesetzten Polen hingezogen werden.

Demgegenüber hielten FLEMMING (VIII 1891) für die Gewebszellen von Salamandra und STRASBURGER (VIII 1884) für pflanzliche Objekte auch neuerdings noch ihre älteren Angaben aufrecht, daß es Spindelfasern gibt, welche von Pol zu Pol ununterbrochen durchlaufen, wie dies jetzt auch allgemein angenommen wird. Besonders beweisend aber für die einheitliche Anlage der Spindel sind die früher erwähnten Beobachtungen von HERMANN, die an meine Beschreibung und Abbildung von der Spindelbildung aus dem Keimbläschen von Asteracanthion erinnern (HERTWIG VIII 1877, Taf. VIII, Fig. 3 und 4). In beiden Fällen bildet sich zwischen den noch nahe zusammengelegenen Polen (Fig. 132) ein sehr kleines, einheitliches Spindelchen aus, zu einer Zeit, wo die Kernsegmente noch weit entfernt von ihm liegen und es in keiner Weise verdecken; allmählich erst wächst es durch beträchtliche Verlängerung der Fasern zu der definitiven Größe heran.

Die entgegengesetzten Auffassungen finden nun aber, wie auch schon HERMANN hervorgehoben hat, darin ihre Erklärung, daß das, was VAN BENEDEN und BOVERI Halbspindeln nennen, etwas ganz anderes ist als die Spindeln der älteren Autoren. VAN BENEDEN und BOVERI verstehen darunter einen Teil der von den Polen ausgehenden protoplasmatischen Strahlenfigur, nämlich alle diejenigen Fäden, die im Aequator in die Nähe der Kernsegmente treten und sich an ihnen anheften. Die eigentliche Spindel liegt aber erst im Innern dieser Protoplasmafäden und der Kernsegmente. HERMANN gab ihr daher zur Unterscheidung von der VAN BENEDENschen Spindel den Namen Zentralspindel. Der Zusatz „Zentral" erscheint aber entbehrlich, weil der Name Spindel von jeher für diesen Bestandteil der Kernfigur vergeben ist, und weil infolgedessen die zu den Kernsegmenten verlaufenden protoplasmatischen Polstrahlen, welche von VAN BENEDEN und BOVERI als Halbspindeln beschrieben wurden, mit einem anderen Namen benannt werden müßten, sofern man einen solchen für erforderlich hält. Von manchen Seiten werden sie denn auch als Mantelfasern bezeichnet.

Ferner ist die stoffliche Herkunft der Spindelfasern lange Zeit strittig gewesen. Manche Forscher waren geneigt, sie vom Protoplasma herzuleiten, das nach Auflösung der Kernmembran zwischen die Chromatinfäden eindringe (STRASBURGER VIII 1884, HERMANN VIII 1891 etc.). Ich hatte früher den Standpunkt vertreten, daß, abgesehen von den Polstrahlungen, die dem Protoplasmakörper der Zelle angehören, die verschiedenen Strukturteile der Kernfigur von den einzelnen Substanzen des ruhenden Kerns abstammen. Die stoffliche Grundlage für die Spindel und die später aus ihr hervorgehenden Verbindungsfäden suchte ich in dem Liningerüst. Auch FLEMMING vertrat nach seinen Beobachtungen diese Ansicht, welcher auch die mikrochemischen Untersuchungen von ZACHARIAS nicht im Wege standen.

Bei einer vergleichenden Prüfung der vorliegenden Tatsachen scheint sich jetzt die Streitfrage dahin zu lösen, daß die Spindelbildung in verschiedener Weise erfolgen kann. Wie MEVES (VIII 1898) in seinem zusammenfassenden Bericht in MERKEL-BONNETS Ergebnissen hervorhebt, „ist es ohne prinzipielle Bedeutung, ob die Substanz, aus der die Spindelfasern gebildet werden, vorher dem Raum des Kerns oder des Zellkörpers angehört haben". Nach ihrem Ursprung lassen sich drei Arten von Spindeln unterscheiden: 1) Spindeln von rein nukleärer, 2) von protoplasmatischer und 3) von gemischter Herkunft. Als Beispiele für den ersten Fall sind

viele einzellige Organismen zu nennen, wie Euglypha (SCHEWIAKOFF VIII 1888), Infusorien, Actinosphaerium (R. HERTWIG VIII 1898) und andere, bei welchen die Kerne auf den einzelnen Phasen der Teilung durch eine feine Membran von dem Protoplasmakörper getrennt bleiben. Hier kann es demnach keinem Zweifel unterliegen, daß die Spindelfasern aus der achromatischen Substanz des Kerns selbst ihren Ursprung genommen haben. Solche Fälle kommen hie und da auch im Tierreich vor. Bei einzelnen Mollusken (Pterotrachea, Phyllirhoë) haben FOL (VIII 1877) und ich (VIII 1878) beobachtet, daß die Kernspindel im Innern des Keimbläschens (Fig. 181 A und B), welches hier übrigens von geringerer Größe ist, schon deutlich zur Zeit, wo noch die Kernmembran vorhanden ist, angelegt wird. Die Annahme, daß in diesem Fall Protoplasma von außen in den Kernraum hineingedrungen sei, muß hier als eine willkürliche zurückgewiesen werden. Entsprechende Beobachtungen sind von KORSCHELT (VIII 1895) bei Ophryotrocha, von WEISMANN, ISCHIKAWA und BRAUER (VIII 1893) bei Artemia, von RÜCKERT (VIII 1894, p. 302) bei Copepodeneiern gemacht worden. So gibt für Ophryotrocha KORSCHELT an, daß die Spindel sich auf frühen Stadien vollständig im Kern befindet, und bemerkt hierzu: „Die intranukleäre Entstehung der Spindelfasern liegt hier besonders klar vor Augen, da die Kernmembran lange erhalten bleibt und das Keimbläschen gewissermaßen in seinem ganzen Umfang in die Spindel übergeht“ (p. 588).

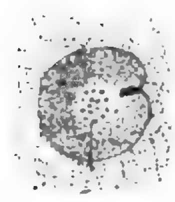


Fig. 181. A **In Umbildung zur Spindel begriffenes Keimbläschen aus einem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë.** Essigsäurepräparat. HERTWIG, Taf. XI, Fig. 2.

B **Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë, in welchem die Spindel auf dem optischen Querschnitt gesehen wird.** Essigsäurepräparat. HERTWIG, Taf. XI, Fig. 2.

Für die Entstehung der Spindel aus dem Protoplasma sind die Fälle beweisend, in denen die Zentriolen etwas abseits von dem Kern gelegen sind und, während sie auseinanderweichen, zwischen ihnen die durchgehenden Fasern einer Zentralspindel gebildet werden (Fig. 132). Die Chromosomen treten erst nachträglich an die Spindel heran und legen sich im Aequator um sie herum. Ein derartiger Hergang ist von HERMANN, FLEMMING und MEVES bei der Kernteilung der Samenbildungszellen von Salamandra und an anderen Objekten von verschiedenen Forschern beobachtet worden.

Häufig wird eine doppelte Herkunft der Spindelfasern beschrieben derart, daß ihr mittlerer Abschnitt aus dem Liningerüst des Kerns, ihre Enden aus dem Protoplasma, das sich um die Zentriolen ansammelt, entstehen soll.

Die verschiedenen Entstehungsarten der Spindel verlieren ihr Ueberraschendes, wenn man sich vergegenwärtigt, daß das Linin des Kerns und manche Substanzen des Protoplasma in ihren Eigenschaften einander sehr ähnlich, wenn nicht identisch sind.

Was die Zentriolen betrifft, so bedürfen noch manche Verhältnisse einer näheren Aufklärung. Schon im Anfang der 70er Jahre von FOL und O. HERTWIG beschrieben und abgebildet, sind sie als gesonderte Bestandteile der Kernteilungsfigur erst durch VAN BENEDEN (VIII 1883) zur Geltung gebracht worden, indem es diesem Forscher gelang, sie durch Färbung

(mit Hilfe von Anilinfarben in $^1/_3$ Glyzerin gelöst) gegen die Umgebung schärfer zu differenzieren. Bald darauf machten gleichzeitig und unabhängig voneinander VAN BENEDEN (VIII 1887) und BOVERI (VIII 1887) die wichtige Entdeckung, daß sich die Zentriolen durch Selbstteilung vermehren, was ich später auch für die Samenzellen von Ascaris (VIII 1890) bestätigen konnte. VAN BENEDEN hatte aus seinen Beobachtungen den Schluß gezogen, daß die Zentriolen ebenso wie die Kerne permanente Organe der Zelle seien und sich jederzeit im Protoplasma als selbständige Gebilde vorfinden müßten. Dieser Ausspruch fand eine gewisse Stütze in den Entdeckungen von FLEMMING (VIII 1891**), SOLGER (VIII 1891) und HEIDENHAIN (III 1892), daß in manchen Zellarten (Lymphkörperchen, Pigmentzellen) ein Zentriol mit einer Strahlensphäre im Protoplasma auch zu einer Zeit nachzuweisen ist, wo der oft weiter abseits gelegene Kern sich in voller Ruhe befindet. (Siehe p. 49—52, Fig. 36—44).

In einer anderen Richtung wurde die Kenntnis der Zentriolen durch das Studium des Befruchtungsprozesses wesentlich gefördert. Schon 1884 sprach ich die Ansicht aus (VIII 1884), daß bei der Befruchtung ein Zentriol durch den Samenfaden in das Ei eingeführt werde und daß es allem Anschein nach das sogenannte Mittelstück oder der Hals sei, welcher in der dem Samenkern vorausgehenden Strahlung das Attraktionszentrum abgebe. Ich verglich dasselbe „der an den Enden der Kernspindel vorhandenen geringen Quantität wenig tingierbarer, aber vom Protoplasma unterscheidbarer Substanz (der Polsubstanz und dem Polkörperchen)", und ich kam so zu dem Schluß, daß, „wenn der Vergleich richtig ist, die bei der Befruchtung und Zellteilung auftretenden Strahlungen des Protoplasma eine gemeinsame Ursache in der Anwesenheit ein und derselben Substanz haben".

RICHARD HERTWIG (VIII 1888*) sprach sich wiederholt über die Gleichartigkeit der Polsubstanz, des Mittelstücks des Samenfadens und der Substanz der echten Nukleolen aus. BOVERI (VIII 1887) ließ gleichfalls den Samenfaden ein Zentriol in das Ei hineintragen und gab die erste genaue Darstellung der hierauf bezüglichen Verhältnisse.

Trotz dieser Entdeckungen ist eine Frage noch nicht aufgeklärt. Sind die Zentriolen als permanente Zellorgane zum Protoplasma hinzuzurechnen, sind sie während der Ruhe dauernd in dasselbe eingeschlossen und treten sie nur während der Teilung zum Kern in eine Wechselbeziehung oder können sie besondere Bestandteile des Kerns selbst sein, wie die Chromosomen, Spindelfasern, Nukleolen usw., können sie auch während der Ruhe in dem Kern eingeschlossen sein und nur während der Teilung sich zum Protoplasma in Beziehung setzen?

Da die Zentriolen so außerordentlich klein sind und noch nicht durch bestimmte Farbstoffe mit Sicherheit unter allen Verhältnissen kenntlich zu machen sind, stößt ihr Nachweis zu manchen Zeiten des Zellenlebens und ebenso an diesem oder jenem Objekt auf sehr große Schwierigkeiten. Während der Teilstadien selbst werden die Zentriolen vornehmlich durch den Strahlenkranz, mit welchem sie sich umgeben, für uns unterscheidbar, während der Ruhe aber ist von einem Strahlenkranz nichts wahrzunehmen.

Während die Zentriolen nach dem bis jetzt gesammelten Beobachtungsmaterial in den meisten Fällen im Protoplasma der Zelle eingeschlossen sind, liegen auch einige wenige Beobachtungen vor, die dafür sprechen, daß sie dem Kern als Inhalt angehören können.

Digitized by Google

So beschreibt BRAUER (VIII 1893) ein Zentriol in dem noch bläschenförmigen Kern von Ascaris megalocephala univalens (Fig. 182 *c*); auch läßt er es sich noch im Kernraum teilen und an die Pole einer gleichfalls nukleären Spindel treten. Hierzu kommen Beobachtungen von RÜCKERT an den Eiern von Cyclops, von VAN DER STRICHT an den Eiern von Thysanozoon, von SCHAUDINN, der bei den Schwärmsporen von Acanthocystis das Zentriol innerhalb des sich zur Teilung anschickenden Kerns fand. Auch an das Nukleozentrosoma im Kern von Euglena (KEUTEN VIII 1895) ist zu erinnern, das in mancher Hinsicht ja die Rolle eines Zentriols zu vertreten scheint.

RÜCKERT (VIII 1894, p. 302) faßt seine Ergebnisse in die Sätze zusammen: „Das Keimbläschen von Cyclops wandelt sich als solches unter

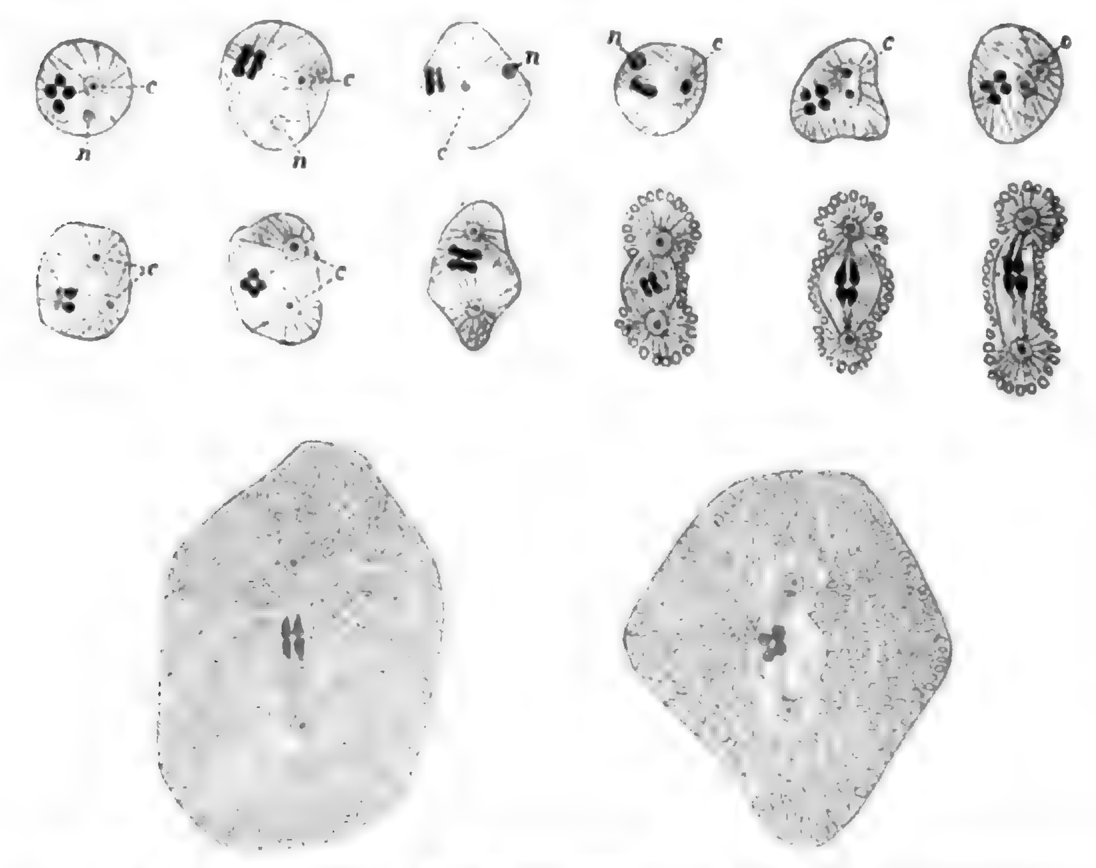


Fig. 182. **Entwicklung der Samenzellen von Ascaris megalocephala univalens,** Nach BRAUER.

Volumveränderung, ferner unter Zunahme seiner Färbbarkeit und Annahme einer ovoiden Gestalt zur ersten Richtungsspindel um. An den Polen dieser aus dem Keimbläschen stammenden ovoiden Figur, aber noch innerhalb derselben gelegen, befinden sich die Zentrosomen. Da, wo ich sie nachweisen konnte, erscheinen sie als kleine Kugeln innerhalb des Kernes. Sie liegen hier ganz peripher und unterscheiden sich durch ihre intensive Färbung von ihrer Umgebung."

Ein letzter noch wenig aufgeklärter Punkt ist das Schicksal der Nukleolen, ihr Verschwinden bei Beginn der Kernteilung und ihr Wiederauftreten in den Tochterkernen. Was für Substanzumlagerungen haben hierbei stattgefunden? Die Frage ist ebenfalls keine leicht zu entscheidende, um so mehr, als in manchen Fällen die Nukleolen aus zwei verschiedenen Proteinsubstanzen zusammengesetzt sind (siehe p. 43).

Digitized by Google

Nach der herrschenden Lehre werden während der Karyokinese die Nukleolen aufgelöst, um später in den Tochterkernen wieder neu gebildet zu werden. Was bei der Auflösung aus der Substanz wird und wie die Neubildung vor sich geht, kann mit unseren üblichen Hilfsmitteln nicht genauer festgestellt werden. Die Kontinuität zwischen alten und neuen Nukleolen wird jedenfalls unterbrochen. Der vollständige Schwund der Nukleolen geht auf verschiedenen Phasen der Teilung, bald rascher, bald langsamer vor sich, entweder noch im Kerne selbst, ehe seine Membran aufgelöst ist, oder sie werden dabei in das Protoplasma aufgenommen, wo sie schon zu manchen Mißdeutungen Anlaß gegeben haben und in Pflanzenzellen z. B. für Zentrosomen gehalten worden sind. Der Auflösung geht häufig ein Zerfall des Nucleolus in kleinere Bruchstücke voraus; ich erwähne nur die Umbildung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel. In diesem Falle bleiben Bruchstücke des Nucleolus (Fig. 183) oft längere Zeit neben der Richtungsspindel im Protoplasma sichtbar. Es scheint mir eine dankenswerte Aufgabe, durch Ausbildung spezifischer Färbemethoden für die Nukleolarsubstanz genauer zu untersuchen, ob sich die kleinsten Bruchstücke der zerfallenden Nukleolen nicht noch weiter sichtbar machen und auf ihren Wegen verfolgen lassen. So scheint mir zurzeit die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen zu sein, daß kleinste Teile der Nukleolarsubstanz zum Teil in das Protoplasma eintreten, zum anderen Teil zum Aufbau der Kernfigur mit verwandt werden und den Grundstoff abgeben, aus dem sich dann wieder in den Tochterkernen junge Nukleolen aufbauen. Folgende Beobachtungen, die einer genaueren Durcharbeitung noch bedürfen, könnten hierbei als Richtschnur dienen.

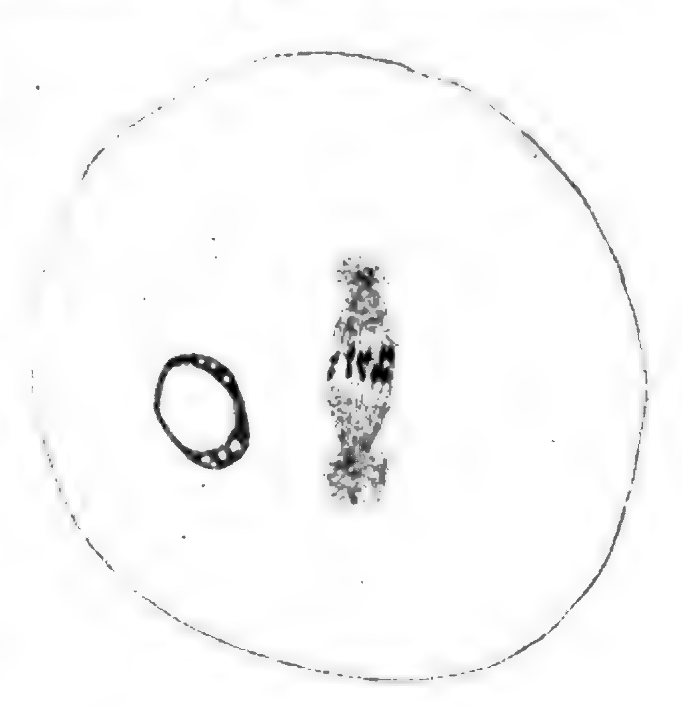


Fig. 183. **Durchschnitt eines Eies von Limax maximus** mit der ersten Richtungsspindel und dem daneben liegenden ausgehöhlten Keimfleck.

Bei den Samenmutterzellen von Ascaris, die mit schwachem Flemmingschen Gemisch gehärtet sind, verliert das Nuklein seine Färbbarkeit, während die Nukleolen in Säurefuchsin dunkelrot tingiert werden (Fig. 185 A u. B). Hier sah ich nun, daß in den Vorbereitungsstadien der Nucleolus in mehrere Stücke zerfällt, daß von diesen sich kleinste Kügelchen ablösen, daß solche hochrot gefärbte Kügelchen sich auch auf den Kernfäden aufgelagert finden. Wenn im weiteren Verlauf die Chromosomen fertig angelegt sind und der Nucleolus ganz verschwunden ist (Fig. 185 C), dann ist in jedes Kernsegment ein dunkelrot gefärbtes Korn eingeschlossen, das nach seinem Verhalten gegen Farbstoffe wie Substanz des Nucleolus aussieht.

Für die Aufnahme von Nukleolarsubstanz in die Chromosomen, dann aber wahrscheinlich in einer viel feineren Verteilung, sprechen noch einige interessante Farbstoffreaktionen. Wie Wendt bei Pflanzen gefunden hat, färbt sich das Chromatingerüst der Kerne aus dem Embryosack mehrerer

Digitized by Google

Liliaceen nach Behandlung mit Fuchsin-Jodgrün blaugrün, die Nukleolen rot. Auf den Teilstadien dagegen, in denen die Nukleolen aufgelöst sind, färben sich die Chromosomen violett. Wenn später dann in den Tochterkernen die Nukleolen wieder erscheinen, nehmen die Kernfäden abermals die blaugrüne Farbe an. WENDT erklärt den Farbenwechsel dadurch, daß während der Teilung die Chromosomen Nukleolarsubstanz in sich aufnehmen und nach der Teilung zur Bildung der Nukleolen in den Tochterkernen wieder abgeben.

Bei tierischen Zellen haben FLEMMING (VIII 1891) und auch HERMANN einen entsprechenden, mit der Auflösung und dem Wiedererscheinen der Nukleolen parallel gehenden Farbenwechsel der Chromosomen bei Doppeltinktionen mit Safranin-Hämatoxylin, Safranin-Mauvein, Safranin-Gentiana etc. wahrgenommen. „Es scheint mir bemerkenswert", erklärt FLEMMING bei dieser Gelegenheit, „daß in denjenigen Stadien, wo noch Nukleolen vorhanden oder eben erst verschwunden sind oder eben wieder auftreten, die Neigung der chromatischen Figur zur Blaufärbung vorliegt, während die

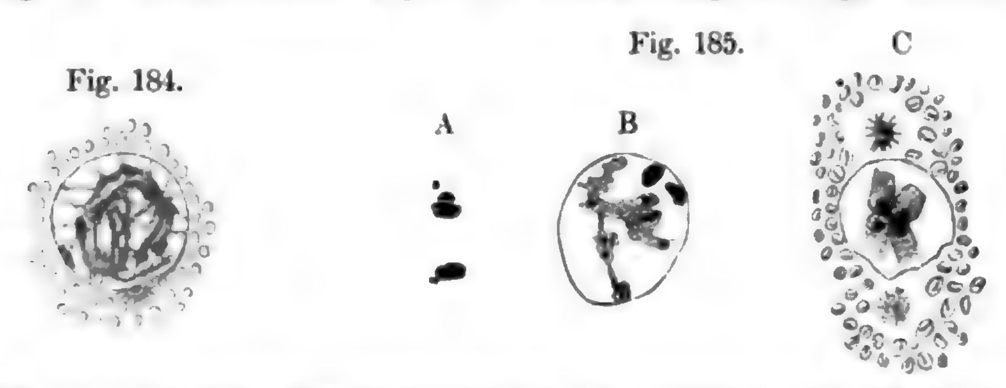


Fig. 184. **Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens.** Die Nukleinsubstanz ist in Fäden angeordnet, die in zwei Gruppen auseinanderweichen. Erstes Auftreten der Zentriolen. Rückbildung des Nucleolus. HERTWIG Taf. III, Fig. 7.

Fig. 185. A **Nukleolen mit sich ablösenden Körnchen.** HERTWIG Taf. III, Fig. 4.

B **Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens aus dem Ende der Wachstumszone.** Aus schwachem FLEMMINGschem Chromosmiumgemisch. Färbung mit Säurefuchsin. HERTWIG Taf. III, Fig. 5.

C **Kern einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens aus der Mitte der Teilzone.** Schwaches FLEMMINGsches Gemisch von Chromosmiumsäure. Färbung mit Säurefuchsin. HERTWIG Taf. III, Fig. 9.

Formen, in welchen sie völlig dekonstituiert sind, sich rein safranophil verhalten, wie es ja die Nukleolen selbst sind."

Ein für unsere Frage wichtiges Untersuchungsobjekt liefern Ei- und Samenkern sowie die Kerne der Embryonalzellen des kleinen Polychäten Ophryotrocha puerilis. Sie besitzen einen außerordentlich großen „Nucleolus", der während der Prophasen der Teilung höchst eigentümliche Veränderungen durchmacht, deren genaueres Studium wohl noch weitere Aufschlüsse verheißt (KORSCHELT VIII 1895, p. 562—573).

h) Allgemeine Probleme der Kernsegmentierung.

1. Das proportionale Kernwachstum.

Wenn man bei verschiedenen Tier- und Pflanzenarten die Erscheinungen der Karyokinese durch verschiedene Zellgenerationen hindurch verfolgt, so läßt sich leicht feststellen, daß aus einem jeden Mutterkern am Beginn einer neuen Teilung genau so viele Mutterchromosomen wieder

gebildet werden, als die Zahl der Tochterchromosomen beträgt, aus welchen er bei einer vorausgegangenen Teilung entstanden war. Da nun die Mutterchromosomen wieder durch Längsspaltung halbiert werden und die so gebildeten Tochterchromosomen später wieder neue Mutterchromosomen in gleicher Zahl liefern und so bei jeder Teilung in ununterbrochener Kontinuität, da ferner trotz aller dieser wiederholten Teilungen die chromatische Substanz an Masse offenbar nicht abgenommen hat und auf späteren Teilstadien nicht geringer ist als auf früheren, so folgt daraus, daß die chromatische Substanz nach jeder Teilung sich während des bläschenförmigen Zustandes der Kerne wieder durch Wachstum auf das Doppelte bis zur nächsten Teilung ergänzen muß, und so fort. Wir wollen dieses Verhalten als das „proportionale Kernwachstum" (Boveri) bezeichnen.

Aus vergleichenden Untersuchungen ergibt sich ferner als eine Ergänzung hierzu:

2. Das Zahlengesetz der Chromosomen.

Man mag bei ein und derselben Tierart die Kernteilungsfiguren in diesem oder jenem Gewebe, in der Jugend oder im Alter untersuchen, stets wird man in der Metaphase genau dieselbe Anzahl von Chromosomen finden. Eine Ausnahme machen bloß 1) bestimmte Entwicklungsstadien der Ei- und Samenzellen, bei denen die Chromosomenzahl genau die Hälfte der normalen Zahl beträgt, worüber in einem späteren Kapitel noch gesprochen werden wird, und 2) pathologische Mitosen mit sehr schwankenden, unregelmäßigen Zahlen. Dagegen unterscheiden sich die einzelnen Tier- und Pflanzenarten voneinander dadurch, daß die Anzahl der Chromosomen, die man am besten auf dem Stadium des Muttersterns bestimmen kann, eine sehr ungleiche ist und daß sie in sehr weiten Grenzen von 2 bis 100 und mehr schwankt. So findet man bei Ascaris megalocephala univalens als die niedrigste Zahl zwei Chromosomen, die höchste bisher ermittelte bei der Crustacee Artemia; bei ihr hat Brauer 168 gezählt. In anderen Fällen beträgt die Anzahl 4, 8, 12, 14, 16, 18, 20, 24, 36 etc., sie ist bei zwei der bekanntesten Untersuchungsobjekte, bei Salamandra mac. und bei Lilium 24.

Die bis jetzt durch zahlreiche Forscher für verschiedene Objekte ermittelten Zahlen hat Wilson (I 1900) in einer Tabelle zusammengestellt, die ich umstehend folgen lasse.

Wie man durch Vergleich der Zahlen in den zwei ersten Längsreihen sofort ersieht, besitzen die Mitosen der verschiedenartig differenzierten Körperzellen bei allen Pflanzen- und Tierarten, welche auf das Zahlengesetz genauer untersucht worden sind, regelmäßig die doppelte Zahl von den Kernen der reifen Geschlechtszellen. Man bezeichnet jetzt gewöhnlich nach einer von den Botanikern zuerst eingeführten Nomenklatur die mit einfacher oder doppelter Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne bei den Individuen ein und derselben Art als haploide und als diploide.

Diploid sind bei allen geschlechtlich erzeugten Pflanzen und Tieren die Kerne ihrer somatischen Zellen, haploid aber diejenigen ihrer reifen Geschlechtszellen mit einfacher Chromosomenzahl.

Wie wir später noch erfahren werden, sind noch einige wichtige Zusätze zum Zahlengesetz zu machen, für die Parthenogenese, für die Bastardbefruchtung und für pathologische Vorkommnisse. Es wird sich dann zeigen, daß, wenn wir von der einfachen oder haploiden Chromo-

Kerne der reifen Geschlechts-zellen Zahl	Kerne der Körperzellen Zahl	Tier- oder Pflanzenart	Tier- oder Pflanzen-gruppe
1	2	Ascaris megaloc. univalens	Nematoden
2	4	Ascaris megaloc. bivalens	„
2	4	Ophryotrocha	Anneliden
2	?	Styleopsis	Tunicaten
4	8	Coronilla	Nematoden
4	8	Pallavicinia	Hepaticae
4	8	Anthoceras	„
6	12	Spiroptera	Nematoden
6	12	Prostheceraeus	Polycladen
6	12	Nais	Phanerogamen
?	12	Spirogyra	Konjugaten
6	?	Gryllotalpa	Insekten
6	12	Caloptenus	„
?	11	Aequorea	Hydromedusen
7	14	Pentatoma	Insekten
8	16	Filaroides	Nematoden
8	?	Prosthiostomum	Polycladen
8	?	Leptoplana	„
8	?	Cycloporus	„
8	16	Hydrophilus	Insekten
8	16	Phallusia	Tunicaten
8	16	Limax	Gasteropoden
8	?	Ratte	Säugetiere
8	16	Pinus	Koniferen
8	16	1. Scilla. 2. Triticum. 3. Allium. 4. Podophyllum	Angiospermen
9	18	Echinus	Echinodermen
9	18	Thysanozoon	Polycladen
9	18	Sagitta	Chätognathen
9	18	Chaetopterus	Anneliden
9	18	Ascidia	Tunicaten
10	20	Lasius	Insekten
11	(22)	Allolobophora	Anneliden
12	24	Myzostoma	„
12	24	Thalassema	„
12	24	Cyclops brevicornis	Copepoden
12	24	Helix	Gastropoden
12	24	Branchipus	Crustaceen
12	24	Pyrrhocoris	Insekten
12	24	Salmo	Teleostier
12	24	Salamandra. — Rana	Amphibien
12	24	Maus	Säugetiere
12	24	Mensch	Mensch
12	24	Lilium — Helleborus Leucojum, Paeonia Aconitum	Angiospermen
14	28	Tiara	Medusen
14	28	Pieris	Insekten
16	32	Cerebratulus. Micrura	Nemertinen
16	32	Pterotrachea. Carinaria. Phyllirhoë	Gastropoden
16	?	Diaptomus. Heterocope. Anomalocera. Euchaeta	Copepoden
16	?	Lumbricus	Anneliden
18	36	Torpedo. Pristiurus	Elasmobranchier
18 (19)	36 (38)	Toxopneustes	Echinodermen
30	?	Crepidula	Gasteropoden
94	168	Artemia	Crustaceen

somenzahl der reifen Geschlechtszellen ausgehen, auch Kerne mit der dreifachen oder triploiden und der vierfachen oder tetraploiden Zahl gelegentlich gebildet werden. Es kann also bei ein und derselben Species das Zahlenverhältnis der Chromosomen in besonderen Verhältnissen ein haploides, diploides, triploides, tetraploides oder auch ein ganz unregelmäßiges sein, worüber spätere Abschnitte noch das Beweismaterial nebst Erläuterungen bringen werden.

Zur Erklärung dieser gesetzmäßigen Erscheinungen haben RABL, BOVERI und VAN BENEDEN

3. die Theorie der Chromosomenindividualität

aufgestellt. Sie nehmen an, daß jedes Chromosom eine individuelle Stoffeinheit ist, die sich von anderen im Kern getrennt erhält, die selbsttätig wächst und sich durch Teilung vermehrt und in ihren Teilprodukten von Zelle auf Zelle übertragen wird. Demnach würden wir in den Chromosomen der Gewebszellen die individuellen Nachkommen der im Ei enthaltenen, ersten Generation vor uns haben. Auf diese Weise glauben sie es verständlich machen zu können, daß aus dem ruhenden Kern genau so viele Chromosomen hervorgehen, als bei der letzten Zellteilung in ihn eingetreten sind, und daß für jede Organismenart die Zahl der Chromosomen eine konstante ist. An einer Stelle seiner Schrift nennt BOVERI die Chromosomen geradezu „elementarste Organismen, die in den Zellen ihre selbständige Existenz führen".

Der Auffassung von RABL und BOVERI, welche das Zahlengesetz der Chromosomen gut erklären würde, stehen indessen einige Schwierigkeiten entgegen. Eine solche bieten die Verhältnisse im ruhenden Kern, insofern sich in ihm während einer Periode von längerer Zeitdauer keine chromatischen Individuen mehr nachweisen lassen; sie scheinen sich vielmehr in einzelne Körner aufgelöst und auf dem achromatischen Gerüst verteilt zu haben. Der Schwierigkeit sucht BOVERI durch die Annahme zu begegnen, daß bei Rekonstruktion der Tochterkerne die chromatischen Individuen „aktiv werden"; sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien aus, die sich auf Kosten des Elementes vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in ein Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat; in dem dadurch entstandenen Kernretikulum können dann die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinander gehalten werden. Jeder Kern ist somit während der Ruhe gewissermaßen aus Territorien zusammengesetzt, deren jedes aus einem einzelnen Chromosom entstanden ist und sich später wieder in ein solches zusammenzieht".

Zugunsten einer derartigen Annahme lassen sich Beobachtungen an den Kernen von Salamandra maculata und Ascaris megalocephala verwerten.

In Epidermiszellen von Salamanderlarven (Fig. 186, 187) hat RABL beobachtet, daß am Ende des Dyasterstadiums (Fig. 186) die Tochterchromosomen mit ihrem „Schleifenwinkel" nach dem Pol der Spindel oder der „Polseite des Kerns" angeordnet sind. Wenn nun der Tochterkern nach einiger Zeit der Ruhe wieder zu einer neuen Mitose übergeht, konnte RABL feststellen, daß in seiner Prophase die jetzt sich anlegenden Mutterchromosomen in derselben Weise zur Polseite des Kerns orientiert sind. Er hält es daher für undenkbar, daß im ruhenden Kern keine Spur dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte, und

Digitized by Google

glaubt, daß sie nur durch eine Verzweigung der Chromosomen (Fig. 186) verdeckt werde und durch Einziehung der Seitenfäden wieder zum Vorschein komme.

In ähnlicher Weise verwertet Boveri Befunde bei Ascaris megalocephala. Wenn aus den Tochterchromosomen, deren Zahl vier beträgt (Fig. 188—190), sich wieder ein bläschenförmiger Kern bildet, so zeigt er häufig an seiner Oberfläche dauernd mehrere fingerförmige Fortsätze, die von den kolbig verdickten, nach außen gerichteten Enden der großen sich mit Kernsaft imbibierenden Schleifen herrühren (Fig. 191). Dann

Fig. 186.

Fig. 187.

Fig. 188.

Fig. 189.

Fig. 190.

Fig. 191.

Fig. 192.

Fig. 193.

Fig. 194.

Fig. 186 u. 187. **Epidermiszellen der Larve von Salamandra maculata.** Nach C. Rabl.

Fig. 186. Tochterchromosomen, im Begriff, den ruhenden Kern zu bilden.

Fig. 187. Mutterchromosomen, aus dem ruhenden Kerngerüst entstanden.

Fig. 188—194. **Kernteilungsfiguren von Ascaris megalocephala bivalens.** Nach Boveri.

Fig. 188—190. Aequatorialplatten aus befruchteten Eiern mit Variationen der Chromosomenstellung.

Fig. 191. Kern einer $^1/_2$-Blastomere im Gerüststadium, mit den durch die Chromosomenenden bedingten Aussackungen.

Fig. 192—194. Desgleichen in Vorbereitung zur Teilung.

nehmen, wie Boveri vermutet, bei einer neuen Teilperiode die jetzt wieder auftretenden Chromosomen, bei ihrer Rekonstruktion aus dem chromatischen Gerüst (Fig. 192—194), trotzdem es vorher keine Spur der ursprünglichen Schleifengruppierung hat erkennen lassen, eine gleiche Stellung ein wie auf dem vorausgegangenen Dyasterstadium. Denn aus jedem der oben erwähnten, fingerförmigen Fortsätze geht wieder ein Schleifenende hervor.

Ein zwingender Beweis scheint mir aber durch alle diese interessanten Beobachtungen nicht geliefert zu sein; es darf doch auch nicht

Digitized by Google

vergessen werden, daß die Chromatinverteilung im ruhenden Kern, namentlich wenn eine längere Zeit bis zur nächsten Teilung verstreicht, wie in den Ei- und Samenmutterzellen sehr verschiedenartige, aufeinander folgende Bilder liefert und isolierte Chromatingranula zeigt, die höchstens durch Lininbrücken im Gerüst in einem Zusammenhang stehen. Daher sind auch andere Erklärungsmöglichkeiten nicht aus dem Auge zu verlieren. Eine solche sei hier kurz angedeutet. Nach den an früherer Stelle (p. 33) entwickelten Anschauungen kann man annehmen, daß das Chromosom selbst aus kleineren biologischen Einheiten, den Chromiolen (von Eisen und Heidenhain) besteht, die das Vermögen des Wachstums und der Teilung besitzen. Von manchen Forschern ist auf Grund von Beobachtungen an stark gefärbten Präparaten eine Zusammensetzung aus einzelnen Mutterkörnern (Chromomeren), die in einer einfachen Reihe hintereinander angeordnet sind, beschrieben worden. Wenn dies richtig ist, dann läßt sich die Längsspaltung des Chromosoms bei der Karyokinese in der Weise erklären, daß alle Mutterkörner eines Fadens sich durch Einschnürung gleichzeitig in derselben Richtung teilen und auseinanderweichen. Ob in den Chromatinkörnern schon die letzten elementaren Einheiten gegeben sind, ist nicht wahrscheinlich, vielmehr werden sie selbst erst eine Vielheit von solchen darstellen. Bezüglich der Zusammenordnung der elementaren Einheiten zu einem Chromosom scheinen mir nur zwei Vorstellungen möglich. Nach der einen, welche von Boveri, Rabl u. a. vertreten wird, ist das Chromosom ein absolut fester, taktischer Verband, in welchem eine Summe von Einheiten im Laufe von vielen Zellengenerationen zusammengehalten wird. Nach der anderen Vorstellung, die auch manches für sich hat, ist das Chromosom ein taktischer Verband, der nur unter besonderen Umständen in Kraft tritt, und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgültig ist, ob die Sammlung stets in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet.

Der Unterschied zwischen beiden Auffassungen läßt sich noch anschaulicher machen, wenn wir, wie es Fick in mehreren seiner Schriften getan hat, die Chromosomen Kompagnien von Mannschaften vergleichen. Im ersten Falle würden sich die Mannschaften, das sind die elementaren Einheiten der chromatischen Substanz, beständig im Kompagnieverband befinden und aus ihm zu keiner Zeit entlassen werden, sondern nur zeitweise ihre Stellung zueinander verändern, sich bald fester — zur Zeit der Karyokinese — aneinanderschließen, bald in verschiedener Weise eine lockere Aufstellung — im Ruhestadium des Kerns — zueinander nehmen. Im zweiten Falle dagegen würden die Mannschaften nur zur Erfüllung besonderer Zwecke zum Kompagnieverband zusammentreten und sich in Reihe und Glied sammeln, nach erfüllter Aufgabe sich aber wieder zerstreuen. Daher ist auch die Möglichkeit gegeben, daß die Elemente der verschiedenen Kompagnien sich während der Auflösung mischen, und daß bei der Sammlung zu neuen taktischen Verbänden nicht immer genau dieselben Mannschaften wieder zusammentreten, sondern ein Austausch einzelner Elemente zwischen der einen und der anderen Kompagnie stattfindet. Man könnte der zweiten Vorstellung entgegenhalten, daß es schwer zu begreifen sei, durch welche Kräfte die im Kern enthaltenen, chromatischen Einheiten bei jeder Karyokinese immer in genau der gleichen Zahl etwa gleich starker Kompagnien zusammengeführt werden könnten. Doch läßt sich hierauf entgegnen, daß wir von den Kräften, durch welche die äußerst komplizierten Anord-

Digitized by Google

nungen der verschiedensten Stoffteilchen bei der Karyokinese geleitet werden, überhaupt nichts wissen, und daß der andere Erklärungsversuch ebensowenig beantworten kann, durch welche Kräfte die elementaren Einheiten aus der einen in die andere Anordnung übergeführt werden.

Mir scheinen daher zurzeit beide Auffassungen gleichberechtigt einander gegenüberzustehen, die Auffassung, welche feste Strukturen in der Zelle zu Zeiten, wo sie nicht zu sehen sind, voraussetzt, und die andere Auffassung, welche mehr Bedenken trägt, Strukturen anzunehmen, wo sie nicht zu sehen sind.

Die eben behandelte Frage betrifft übrigens nicht nur die Chromosomen allein, sondern jeden anderen Bestandteil der karyokinetischen Figur. Auch die Spindelfasern werden, wie es scheint, stets in einer bestimmten Zahl angelegt, so daß man auch fragen kann, ob sie schon im ruhenden Kern vorgebildet sind oder nicht. Von einigen Forschern ist sogar die Meinung ausgesprochen worden, daß die Strahlen der Astrosphären permanente Zellorgane sind und in der ruhenden Zelle fortbestehen.

Die Erörterungen über die Individualitätstheorie der Chromosomen schließe ich ab mit Bemerkungen von Wilson und Heidenhain, welche auf einem ähnlichen Standpunkte, wie ich ihn vertrete, zu stehen scheinen. „In my opinion“, bemerkt Wilson, „the chromosomes are not independent individuals, but only groups of numberless minute chromatin-granules, which alone have the value of individuals.“ Auch Heidenhain leitet das Wachstum und die Teilbarkeit des Kerns von seinen kleinsten Teileinheiten, den Chromiolen, ab, und er schließt die Erörterungen über die Chromosomenindividualität mit den Worten: „Wenn in normalen und abnormalen, zum Teil willkürlich gesetzten Fällen die bestimmte Chromosomenzahl in der Folge der Teilungen immer wieder auftritt, so beweist dies in der Tat, daß in der Struktur des ruhenden Kerns eine gewisse Organisation gegeben ist, aus welcher die Konstanz der bestimmten Chromosomenzahl mit Notwendigkeit folgt. Dies scheint mir die Hauptsache zu sein; ob die Individualitäten der Chromosomen als solche sich erhalten, mag dahingestellt bleiben; denn eine Diskussion hierüber könnte unter Umständen auf einen Wortstreit hinauslaufen. Näher liegt es, das Aufgehen der Chromosomen in den ruhenden Kern und ihr Wiedererscheinen im Beginn der Teilung als einen vollständig umkehrbaren Prozeß zu beschreiben, welcher durch das typische Wachstum des Kerns keinerlei störende Beeinflussung erleidet.“ (Heidenhain 1907, S. 172.)

Die außerordentlich komplizierten, in raschem Wechsel sich folgenden karyokinetischen Figuren sind in höchstem Grade dazu angetan, die Aufmerksamkeit des Beobachters stets von neuem zu fesseln und zu der Frage anzuregen, durch welche Kräfte die Einzelheiten des wichtigen Zellphänomens wohl hervorgerufen sein könnten. Daher sind denn nicht wenige Ansichten schon „über die Mechanik der Kern- und Zellteilung“, wie man öfters zu sagen liebt, ausgesprochen worden. Auch hat man versucht, ähnliche Figuren, wie sie bei der Karyokinese beobachtet werden, in leblosen Substanzgemischen auf die verschiedenste Weise künstlich hervorzurufen und hat auch ganz überraschende Analogien hierbei erzielt. Vergleiche hierüber Rhumbler (VIII l. c. 1896, 1897 und 1903), M. Heidenhain (VIII 1895 und 1896), van Beneden (1883), Boveri (1887, 1888), Bütschli (1892), Ziegler (1898 und

gitized by Google

1903), Gallardo (1902), Leduc (1904, 1907). Bei dem stark hypothetischen Charakter des Gegenstandes werde ich auf Einzelheiten nicht näher eingehen, sondern nur noch

4. die Bedeutung der ganzen Karyokinese

im allgemeinen besprechen. Und da läßt sich, ohne Widerspruch zu erregen, wohl soviel sagen: Die Anordnung der verschiedenen Substanzen in Fäden, die Bildung von Spindelfasern und Chromosomen, die Halbierung der letzteren ihrer Länge nach und die Art der Verteilung der Tochterchromosomen auf die Tochterkerne hat offenbar keinen anderen Zweck, als die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften zu zerlegen und den Tochterzellen zuzuführen. Der wichtigste Vorgang ist hierbei wohl die Spaltung der Mutterchromosomen, die auf dem Wachstum und der Teilung kleinster chromatischer Einheiten beruht.

Sehr treffend hat Roux (VIII 1883) in einem kleinen Aufsatz „über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren" dieselben als „Mechanismen bezeichnet, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloß seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu teilen". Auch für Roux ist hierbei „der wesentliche Kernteilungsvorgang die Teilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Teilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Zentrum der einen, das andere in das Zentrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen".

II. die Kernzerschnürung (direkte Kernvermehrung, Fragmentierung, Amitose, amitotische Teilung).

Im Gegensatz zu den komplizierten, mit Segmentierung verbundenen Vorgängen kann sich die Kernteilung bei einigen wenigen Zellarten in einer scheinbar sehr einfachen Weise vollziehen, die man als Fragmentierung oder Kernzerschnürung bezeichnet. Hier kommt es nicht zur Entstehung von Spindelfasern, Chromosomen und Protoplasmastrahlungen. Vielmehr verläuft die Teilung mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise. Die Kernzerschnürung ist am leichtesten an den Lymphkörperchen zu beobachten, sowohl am lebenden, als an dem mit Reagentien fixierten Objekt.

Taugliche Präparate lassen sich in verschiedener Weise herstellen. Entweder man saugt einen Tropfen Lymphe aus dem dorsalen Lymphsack des Frosches mit einer feinen Kapillarröhre ein, bringt denselben auf einen Objektträger und bedeckt mit einem Deckgläschen, dessen Ränder mit Paraffin umsäumt werden, um die Verdunstung zu verhüten. Oder man verfertigt sich nach der Methode von Ziegler kleine Glaskammern, indem man zwei kleingeschnittene Deckgläschen an ihren vier Ecken oder zwei Seiten fest verbindet in der Weise, daß ein kapillarer Spaltraum zwischen ihnen frei bleibt. Man legt dann die Glaskammer für einen oder für mehrere Tage in den dorsalen Lymphsack des Frosches; während dieser Zeit wandern Lymphzellen in großer Zahl zwischen die beiden Deckgläschen ein und erfahren Veränderungen. Drittens kann man nach der von Arnold empfohlenen Methode ein dünnes, durchsichtiges Scheibchen von Holundermark in den Lymphsack bringen. Nach wenigen Stunden haben sich an seiner Oberfläche zahlreiche Leukocyten festgesetzt, die sich zur Untersuchung eignen. Nach längerer Zeit bilden sich um die Plättchen von Holundermark durch Gerinnung dünne Fibrin-

ized by Google

häutchen, die sich abziehen lassen und mit den ansitzenden Zellelementen ebenfalls zur Beobachtung geeignet sind.

Bei einer Temperatur, welche zwischen 16° und 18° schwankte, hat RANVIER (VIII 1888) alle Erscheinungen der Teilung einer Lymphzelle im Verlauf von 3 Stunden sich abspielen sehen. ARNOLD (VIII 1887) und andere haben seine Angaben bestätigt und vielfach erweitert. Der bläschenförmige Kern kann seine Form aktiv verändern und sich mit Buckeln und Höckern bedecken. An solchen Kernen treten dann häufig Einschnürungen auf, die einen Zerfall in zwei, drei und mehr Stücke herbeiführen (Fig. 195 A und B). Die Kernstücke rücken auseinander und bleiben nicht selten noch längere Zeit durch feine Verbindungsfäden im Zusammenhang. Häufig folgt der Kernteilung die Zellteilung auf dem Fuß, wie die Fig. 195 A und B veranschaulichen. Zwischen den auseinandergerückten, durch einen feinen Faden verbundenen Kernhälften schnürt sich auch der Protoplasmakörper ein.

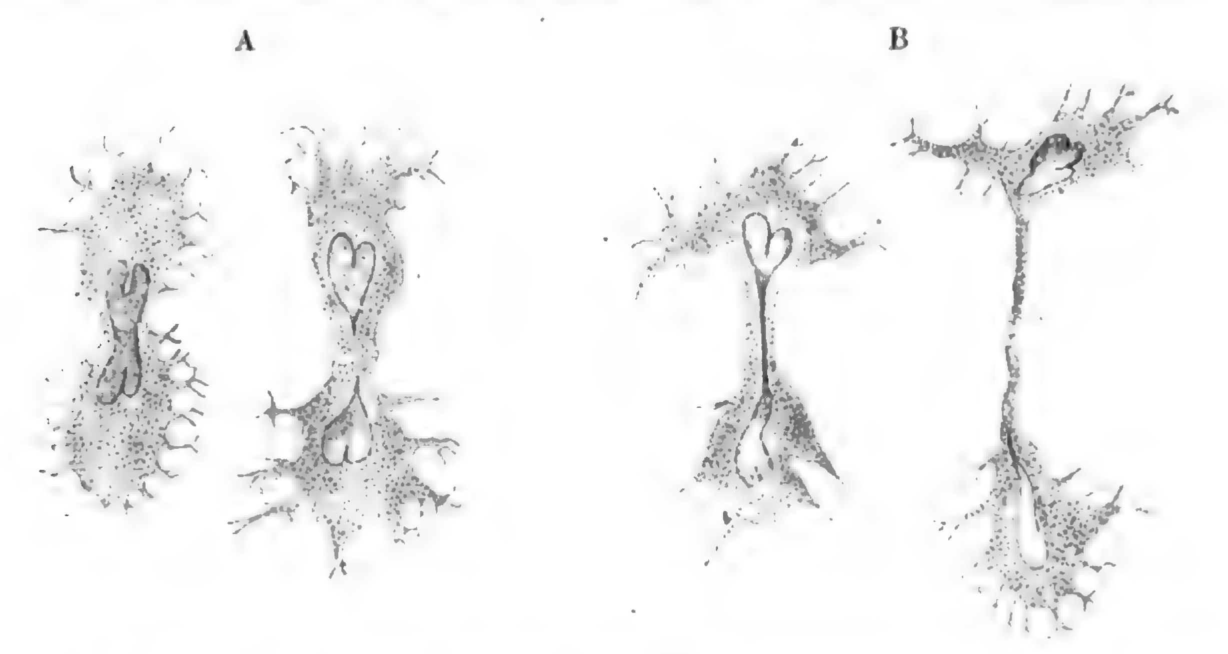


Fig. 195. A **Wanderzelle aus einem Holunderplättchen, welches 10 Tage im Lymphsack eines Frosches gelegen hatte.** Zu Anfang der Beobachtung war der Kern in seiner Mitte etwas eingeschnürt; an den Enden eingefurcht; schon nach 5 Minuten hatte sich die Teilung des Kerns vollzogen. Nach ARNOLD, Taf. XII, Fig. 1.

B **Wanderzelle in Teilung.** Nach 30 Minuten ist aus Fig. A die Fig. B entstanden. Nach ARNOLD, Taf. XII, Fig. 3.

Seine beiden Hälften bewegen sich durch Ausstrecken zahlreicher amöboider Fortsätze nach entgegengesetzten Richtungen auseinander. Hierbei kann sich zuweilen die Verbindungsbrücke zwischen ihnen, nachdem schon die beiden Tochterkerne sich getrennt haben, zu einem langen, feinen Faden ausziehen. „Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungsabschnitte ist bei der Fragmentierung sehr häufig keine gesetzmäßige; vielmehr können Kerne und Zellen in dem einen oder anderen Stadium länger verharren" (ARNOLD).

Dadurch, daß nach der Fragmentierung des Kerns die Zellteilung ausbleibt, können vielkernige Zellen entstehen. Zuweilen erreichen dieselben bei entzündlichen Prozessen eine beträchtliche Größe und werden als R i e s e n z e l l e n beschrieben (Fig. 196). Die kleinen Kerne zeigen die verschiedenste Form und Anordnung. Bald sind sie kuglige Bläschen, bald ovale, wurstförmige oder gelappte Körper, bald sind sie

Digitized by Google

gleichmäßig und einzeln im Protoplasma verteilt, bald ketten- und kranzförmig aneinandergereiht; bald finden sich auch isolierte Kernchen nebeneinander gereiht vor. Im weiteren Verlauf können sich von den Riesenzellen wieder kleine Zellen nach Beobachtungen von ARNOLD ablösen. Die Ablösung vollzieht sich in doppelter Weise. „Bald zeigt die Riesenzelle kolbige, kernhaltige Ausläufer, welche, nachdem sie zuvor wiederholt eingezogen und wieder ausgesendet worden waren, später oder früher abgeschnürt werden; bald erfolgt die Abtrennung bei schwacher oder vollständig mangelnder Bewegung des Körpers."

Fig. 196. **Eine große vielkernige Zelle zeigt randständige Abschnürung kernhaltiger Zellen.** Nach ARNOLD, Taf. XIV, Fig. 13.

Außer in Lymphkörperchen sind Zellteilungen, die unter den Erscheinungen der Kernzerschnürung verlaufen, auch in Epithelzellen, namentlich häufig bei Arthropoden, beobachtet worden, von JOHNSON (VIII 1892) und BLOCHMANN (VIII 1885) in den Embryonalzellen des Skorpions, von PLATNER (VIII 1889) in den Zellen MALPIGHIscher Gefäße, von CARNOY in verschiedenen Geweben der Arthropoden, von MEVES in den Spermatogonien von Salamandra mac. und von anderen Forschern in anderen Objekten.

Eine eigentümliche Art der Kernzerschnürung haben GÖPPERT (VIII 1891), FLEMMING (VIII 1889), v. KOSTANECKI (VIII 1892) u. a. beschrieben. Das geeignetste Untersuchungsobjekt hierfür scheint das lymphoide Gewebe zu sein, welches die Amphibienleber überzieht. Nach der Darstellung von GÖPPERT erhält der Kern einer Lymphzelle eine trichterförmige Einstülpung, die sich so lange vertieft, bis sie die entgegengesetzte Oberfläche der Kernmembran erreicht und hier mit einer feinen Oeffnung zur Ausmündung gelangt (Fig. 197 A und B). Auf diese Weise entstehen von einem engen Kanal durchbohrte, ringförmige Kerne.

Fig. 197. A **Seitliche Ansicht eines Lochkerns aus der lymphatischen Randschicht der Leber von Triton alpestris.** Der Kern ist in der Richtung der Durchbohrung abgeplattet. Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 4.
B **Lochkern mit deutlich radiärer Anordnung des Nukleingerüstes.** Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 3.
C **Ringförmiger, in mehrere Abschnitte durch Einschnürung zerlegter Kern einer Lymphzelle.** Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 10.

Indem der Ring an einer Stelle erst eingeschnürt und dann durchgeschnürt wird, bildet er sich in einen Halbring um, der häufig durch oberflächliche Einschnürungen in mehrere Abteilungen gesondert wird (Fig. 197 C). Durch weitere Zerlegung kann er in eine größere Anzahl kleinerer Kernchen zerfallen, die zuweilen noch durch

Digitized by Google

feine Verbindungsbrücken längere Zeit in Zusammenhang bleiben. Auch an anderen Orten sind derartige „Lochkerne“, wie z. B. im Epithel der Harnblase vom Frosch, durch FLEMMING (VIII 1889) beobachtet worden. Zu einer Teilung des Zellenleibes scheint es aber in diesen Fällen nicht zu kommen.

Wie im Tierreich, tritt Kernzerschnürung hie und da auch im Pflanzenreich auf. Zu ihrer Untersuchung empfehlen sich einzelne Objekte, wie die langen Internodialzellen der Charazeen oder ältere Zellen höher organisierter Pflanzen. So beschreibt STRASBURGER (III 1887) aus älteren Internodien von Tradescantia mehr oder weniger unregelmäßige Kerne, die in verschieden große und verschieden gestaltete Abschnitte eingeschnürt sind. „Ist der Einschnitt einseitig, so erscheinen die Zellkerne nierenförmig, bei allseitiger Einschnürung biskuitförmig oder auch unregelmäßig gelappt. In manchen Fällen haben sich die Teilstücke völlig getrennt und berühren sich entweder noch oder liegen in größerer oder geringerer Entfernung voneinander. Die Zahl der so getrennten Kerne in einer Zelle kann bis auf 8 oder 10 anwachsen.“ Bei Charazeen gewinnen die Kerne durch mehrfache Einschnürungen vorübergehend ein perlschnurförmiges Aussehen, bis die Durchschnürung, die sehr träge abläuft, beendet ist.

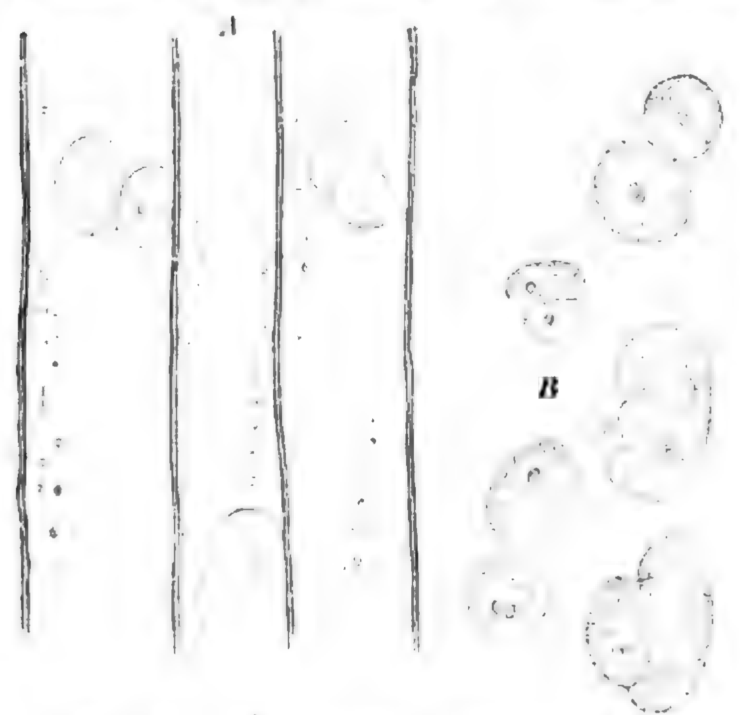


Fig. 198. **Tradescantia virginica. Zellkerne älterer Internodien in direkter Teilung.** Nach STRASBURGER, Fig. 193. A nach dem Leben, B nach Essigsäure-Methylgrünbehandlung.

Vermehrung der Kerne durch Abschnürung kommt endlich auch im Protistenreich vor. Sie findet sich häufig in der Gruppe der Acineten, in welcher uns Podophrya gemmipara (Fig. 199) ein lehrreiches Beispiel liefert, das später noch genauer beschrieben werden wird.

Wenn wir zum Schluß noch nach der Bedeutung der Kernzerschnürung im Vergleich zur Mitose fragen, so spricht vieles zugunsten der Auffassung von FLEMMING, ZIEGLER und RATH. Nach ihrem Urteil geschieht die Vermehrung lebhaft wachsender, normaler Gewebe, vor allen Dingen aller embryonalen Zellen nur auf dem Wege der Karyokinese. Dagegen stellt sich Fragmentation in alternden, dem Untergang entgegengehenden Geweben und bei pathologischen Prozessen ein. Gleichwohl geht v. RATH zu weit, wenn er behauptet (p. 331): „Wenn einmal eine Zelle direkte Kernteilung erfahren hat, so ist damit ihr Todesurteil gesprochen: sie kann sich zwar noch einige Male direkt teilen, geht dann aber unfehlbar zugrunde. So ist nicht wohl denkbar, daß Zellkerne, die sich einmal amitotisch geteilt haben, sich nachher wieder mitotisch teilen sollen.“ Zunächst trifft dieser Ausspruch für einzellige Organismen, bei denen Amitose beobachtet worden ist, doch

wohl nicht zu. Aber auch für mehrzellige lassen sich entgegenstehende Beobachtungen anführen.

Beachtungswert sind besonders Mitteilungen von PFEFFER über Experimente, welche NATHANSON unter seiner Leitung an Spirogyra angestellt hat. Wenn diese Pflanze in Wasser, dem 0,5 Proz. Aether zugesetzt ist, kultiviert wird, so fahren ihre Zellen nach wie vor fort, sich durch Teilung zu vermehren, aber nicht, wie normalerweise, durch Karyokinese, sondern durch Amitose, wie man sowohl durch Beobachtung des lebenden Objektes als auch an konserviertem Material feststellen kann. Der in der Mitte der Zelle gelegene Kern zerfällt allmählich in zwei Hälften, die sich voneinander trennen und entfernen und zwischen denen dann in der Mitte in üblicher Weise eine trennende

Fig. 199.

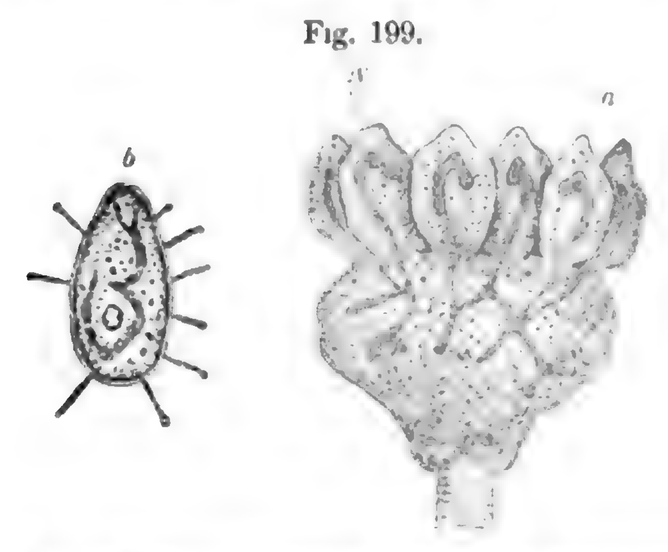


Fig. 200.

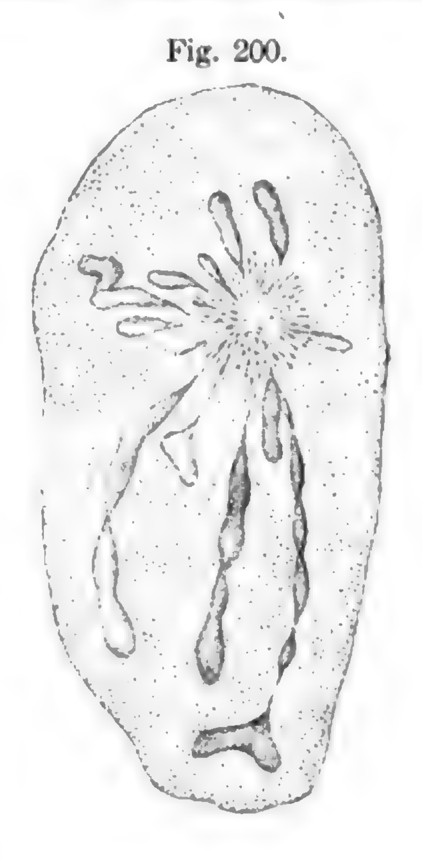


Fig. 199. **Zellknospung. Podophyra gemmipara mit Knospen.** R. HERTWIG, Zoologie. *a* Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

Fig. 200. **Ein kleines Stück von einem Durchschnitt durch den großen, bläschenförmigen Kern, das sogen. Binnenbläschen von Thalassicolla nucleata, mit strangförmigen, von einem gemeinsamen Punkt ausstrahlenden Binnenkörpern (Kernkörpern).** R. HERTWIG, Taf. V, Fig. 7.

Zellulosehaut entsteht. Die amitotischen Teilungen fahren so lange fort, als sich die Spirogyra unter den anormalen Kulturbedingungen befindet. Trotzdem hat sie ihr Vermögen zur Karyokinese nicht verloren; denn sie teilt sich wieder sofort und einzig und allein mitotisch, wenn sie wieder in ätherfreies Wasser zurückgebracht wird. Durch die mitgeteilten Experimente hält es PFEFFER für bewiesen, daß bei Spirogyra sich mitotische und amitotische Teilungen physiologisch vertreten können und insofern gleichwertig sind, als die Nachkommen in beiden Fällen dieselbe Art mit denselben Eigenschaften vorstellen.

III. Endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung.

Eine dritte, sehr abweichende Art der Kernvermehrung, welcher ich den für die Ueberschrift gewählten Namen geben möchte, ist von RICHARD HERTWIG (VIII 1876) bei einer Abteilung der Radiolarien, den Thalassicollen, entdeckt, später von KARL BRANDT (VIII 1890) bestätigt und in ihren Einzelheiten noch genauer verfolgt worden.

Digitized by Google

Die Thalassicollen, die größten Radiolarienformen, deren Zentralkapsel fast den Durchmesser eines Froscheies erreicht, besitzen während des größten Teils ihres Lebens einen einzigen, riesigen, hochdifferenzierten Kern von etwa $^1/_2$ mm Durchmesser mit einer dicken, porösen Kernmembran, das sogenannte Binnenbläschen. Dieses bietet viel Aehnlichkeit mit den multinukleolären Keimbläschen eines Fisch- oder Amphibieneies dar. In seinem Inhalt finden sich zahlreiche, meist im Zentrum zu einem Haufen zusammen gedrängte, verschieden geformte Chromatinkörper vor (Fig. 200). Inmitten derselben liegt sehr häufig ein kleines Zentralkörperchen, eingehüllt von einer Strahlensphäre, welche Richard Hertwig schon gesehen und abgebildet und welche neuerdings Brandt genauer untersucht hat. Brandt konnte verfolgen, wie zur Zeit der Fortpflanzung das Zentralkörperchen, welches mir dem von der pflanzlichen und tierischen Zelle bekannten gleichnamigen Gebilde zu entsprechen scheint, sich an die Oberfläche des Binnenbläschens begibt, die Strahlensphäre hinter sich herziehend. Hier tritt es durch die Kernmembran in das umgebende Protoplasma der Zentralkapsel aus, wo Brandt über sein weiteres Schicksal nichts berichtet.

Um diese Zeit treten dann auch zahlreiche kleine Kerne im Protoplasma der Zentralkapsel, das ursprünglich ganz kernfrei ist, außerhalb des Binnenbläschens auf: sie dienen als Zentren für die Bildung kernhaltiger Schwärmsporen, deren Zahl sich schließlich auf Hunderttausende beläuft. Währenddem beginnt das Binnenbläschen zu schrumpfen, und was es an Kernkörperchen besaß, in demselben Maße zu verlieren, als außerhalb im Protoplasma der Kernreichtum zunimmt; schließlich wird es ganz aufgelöst. Hierbei stellt Brandt Verschiedenheiten in der Kernvermehrung auf, je nachdem sich Isosporen oder Anisosporen bilden.

Aus dem ganzen Vorgang ziehen R. Hertwig und Brandt den gewiß richtigen Schluß, daß die zur Schwärmerbildung dienenden und in der Zentralkapsel erst spärlich, dann immer reichlicher auftretenden Kerne von Substanzteilen des Binnenbläschens (den Kernkörperchen) abstammen. „Mit dieser Deutung“, bemerkt R. Hertwig, „habe ich einen Modus der Kernvermehrung angenommen, welcher sich wesentlich von dem bekannten unterscheidet und durch keine Beobachtungen der tierischen und pflanzlichen Histologie bis jetzt bewiesen ist. Denn wenn wir den Vorgang histologisch zu deuten versuchen, so würden wir zu dem Resultate gelangen, daß Kerne sich nicht allein durch Teilung oder Knospung vermehren können, sondern daß sie auch entstehen, indem die Kernkörper eines Kerns sich durch Teilung vervielfältigen, auswandern und im Protoplasma der zugehörigen Zelle zu selbständigen Kernen werden.“ „Eine derartige multinukleoläre Zelle könnten wir dann ebenso für potentia vielkernig halten, wie eine vielkernige Zelle für potentia vielzellig, und würde so der allmähliche Uebergang, welcher zwischen dem einzelnen Zellindividuum und dem aus Teilung desselben entstandenen Zellhaufen besteht, ein noch mehr durch Zwischenstadien vermittelter sein, als er ohnedies schon ist.“

Beeinflussung der Kernteilung durch äußere Faktoren. Abnorme Kernteilungsfiguren. Kerndegenerationen.

Das komplizierte Kräftespiel, das sich dem Beobachter bei jeder Zellteilung darbietet, kann ebenso wie das früher studierte Phänomen der Protoplasmabewegung durch äußere Faktoren in auffälliger Weise

Digitized by Google

beeinflußt werden. Nur werden hier aus naheliegenden Gründen die Verhältnisse verwickelter als bei der Protoplasmabewegung, weil stofflich verschiedene Teile, Protoplasma, Kernsegmente, Spindelfasern, Zentrosomen, von der Teilung betroffen und in sehr verschiedenartiger Weise abgeändert werden können. — Das ganze Gebiet ist noch wenig experimentell in Angriff genommen. Wenn wir die Frage aufwerfen: wie verhalten sich die einzelnen Stadien des Kernteilungsprozesses thermischen, mechanischen, elektrischen und chemischen Reizen gegenüber? so können wir nur eine sehr unbefriedigende Antwort darauf geben. Die zahlreichsten Untersuchungen besitzen wir zurzeit über Echinodermeneier, deren Verhalten gegen thermische und chemische Reize während der Teilung einer Prüfung unterworfen wurde.

Was zunächst die thermischen Einflüsse betrifft, so ist im allgemeinen bekannt, daß je nach dem Grade der Temperatur die Zellteilung langsamer oder rascher verläuft; wo aber das Temperaturoptimum, wo das Minimum liegt und welche Veränderungen Temperaturen, die über das Optimum hinausgehen, an den Kernfiguren hervorrufen, muß durch

Fig. 201.

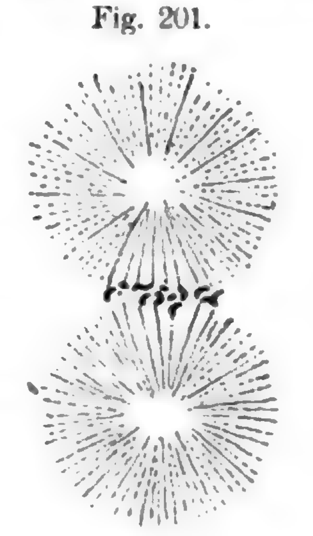


Fig. 202.

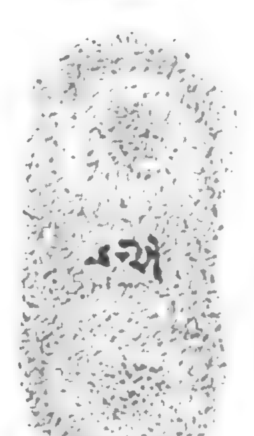


Fig. 201. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung.**

Fig. 202. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus, welches $1\frac{1}{2}$ Stunde nach Vornahme der Befruchtung 2 Stunden 15 Min. in eine Kältemischung von —2° C gebracht und dann getötet wurde.**

Experimente genauer festgestellt werden. Ueber den Einfluß von Kältegraden von 1—4° C habe ich selbst (VIII 1890, 1891) eine Reihe von Experimenten ausgeführt.

Wenn Echinodermeneier 15—30 Minuten lang auf 1—4° C unter 0 abgekühlt werden, während sie sich auf charakteristischen Teilungsstadien befinden, so wird binnen wenigen Minuten der ganze achromatische Teil der Kernfigur rückgebildet und vernichtet, während der chromatische, aus den Kernsegmenten bestehende Teil keine oder nur geringfügige Veränderungen erfährt. Am lehrreichsten sind die Stadien, auf denen die Kernsegmente im Aequator angeordnet (Fig. 201) oder schon nach beiden Polen verteilt sind. Wie Fig. 202 lehrt, sind die Protoplasmastrahlungen und ebenso die Spindelfasern spurlos verschwunden; die Sphären in der Umgebung der Zentrosomen sind noch durch hellere Stellen im Dotter bezeichnet. Die Kernsegmente allein sind nach Aussehen und Lage ziemlich unverändert geblieben.

Während der Dauer der Kältewirkung bleibt die Kernfigur in diesem Zustand fest gebannt; die Starre beginnt aber in kürzester Zeit zu schwinden, wenn die Eier in einem Tropfen Wasser auf einen Objekt-

Digitized by Google

träger gebracht und unter dem Einfluß der Zimmertemperatur allmählich erwärmt werden. Schon nach 5–10 Minuten bilden sich die beiden Polstrahlungen an denselben Stellen, erst schwach, dann in ursprünglicher Schärfe wieder aus; zwischen den beiden Polen treten wieder die Spindelfasern hervor, worauf es bald zur regelrechten Teilung kommt. In diesen Fällen hat die Kälte nur lähmend gewirkt. Der Teilungsprozeß setzt einfach an dem Punkte wieder ein, an welchem er durch die Kälte zum Stillstand gebracht worden war.

Intensivere Störungen werden durch 2- bis 3-stündige Abkühlung auf 2–3° C unter 0 hervorgerufen. Die ganze Kernfigur wird von Grund aus umgeändert und muß sich, wenn die Kältestarre vorüber ist, wieder von Anfang an neu aufbauen, wozu eine längere Zeit der Erholung erforderlich ist. Entweder verschmelzen die Kernsegmente zu einem unregelmäßigen, gezackten Körper untereinander, oder es bildet sich sogar aus ihnen wieder, wie bei dem Rekonstruktionsprozeß nach

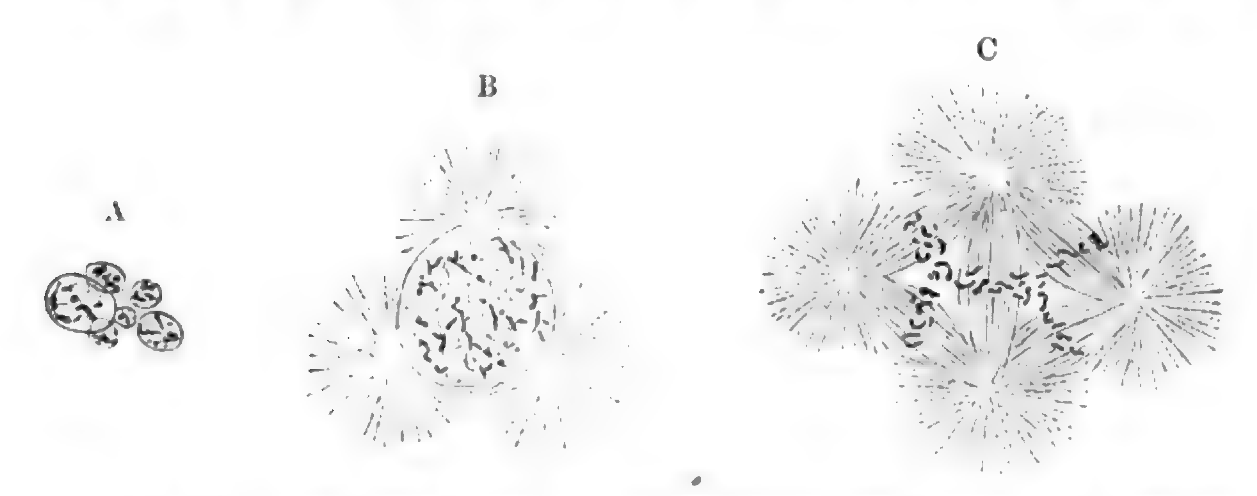


Fig. 203. **Kerne von Eiern von Strongylocentrotus, welche 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,025-proz. Chininlösung gelegen haben.**
A Kernfigur eines Eies, das eine Stunde nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetötet wurde. B Kernfigur eines Eies, das etwas später abgetötet wurde. C Kernfigur eines Eies, das 2 Stunden nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetötet wurde.

der Teilung, ein kleiner bläschenförmiger Kern. Dann beginnen von neuem Veränderungen, welche zur Entstehung von Polstrahlungen und von mehr oder minder abnorm gestalteten Kernteilungsfiguren führen. Auch die Teilung des Eikörpers erfolgt nicht nur sehr verspätet, sondern ist oft pathologisch abgeändert.

In analoger Weise wie die Kälte haben einige chemische Stoffe (Chininum sulfuricum in 0,05-proz. Lösung und 0,5 Proz. Chloralhydrat) eine überraschende Wirkung auf den Teilungsprozeß. Werden Eier, welche die Spindel gebildet haben und die äquatoriale Anordnung der Chromosome zeigen, 5–10 Minuten der Einwirkung der obengenannten Stoffe ausgesetzt, so beginnen bald die Polstrahlungen vollkommen zu verschwinden, entstehen aber nach einiger Zeit der Ruhe wieder von neuem, worauf es zu normaler Teilung kommt. Bei einer Einwirkung der Stoffe während 10–20 Minuten jedoch wird die Störung eine tiefergreifende und führt in vielen Fällen einen sehr eigentümlichen und in seiner Art typischen Verlauf des Teilunsprozesses herbei. Nicht nur

zed by Google

die Polstrahlungen und die Spindelfasern werden vollkommen zurückgebildet, sondern es geht auch aus den Kernsegmenten in langsamer Umwandlung der bläschenförmige Ruhezustand des Kerns wieder hervor (Fig. 203 A). Derselbe gibt bald den Ausgangspunkt für eine neue, jetzt aber wesentlich modifizierte Teilung ab (O. und R. HERTWIG VIII 1887).

Anstatt zweier bilden sich gleich vier Strahlungen an der Oberfläche der Kernblase aus (Fig. 203 B, in welcher eine Strahlung versteckt ist). Diese werden nach Behandlung mit Chinin bald scharf ausgeprägt, bleiben dagegen nach Chloralbehandlung auf die Dauer matt und auf die nächste Umgebung des Kernes beschränkt. Hierauf löst sich die Kernmembran auf; zwischen den 4 Polen entwickeln sich 5 Spindeln, auf welche sich die Chromosome in äquatorialer Anordnung verteilen und dabei eine charakteristische Figur erzeugen (Fig. 203 C). Dann weichen nach erfolgter Längsspaltung die Tochterchromosome nach den 4 Polen auseinander und geben die Grundlage für 4 bläschenförmige Kerne ab,

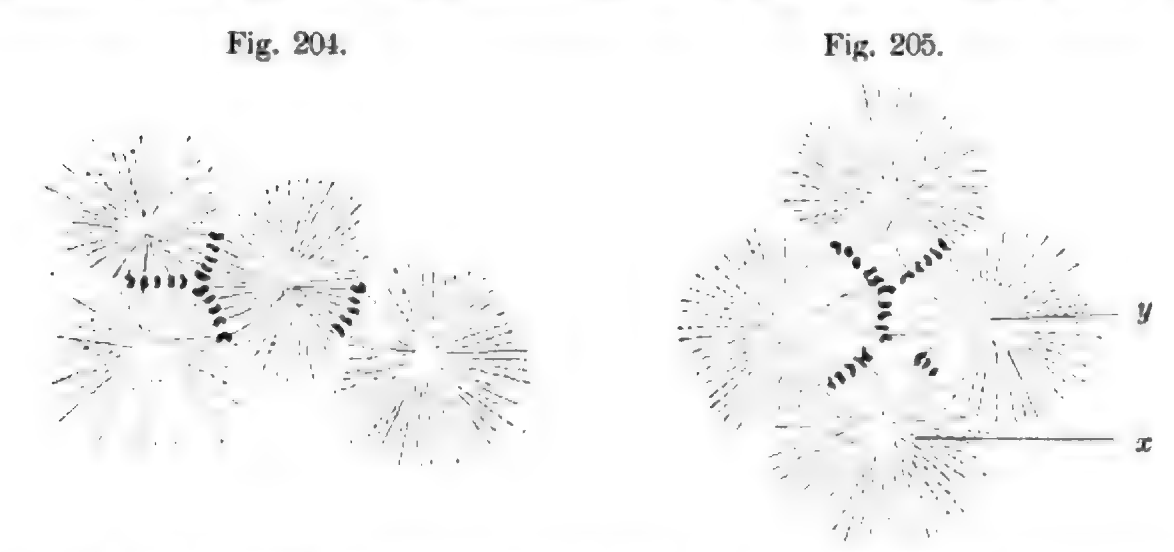


Fig. 204 und 205. **Vierpolige Kernfiguren von Eiern von Strongylocentrotus, die 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,05-proz. Chininlösung gelegen haben und nach Herausnahme aus der Chininlösung nach 2 Stunden getötet worden sind.**

welche nach der Oberfläche des Dotters auseinander rücken. Das Ei beginnt sich darauf durch zwei Kreuzfurchen den Kernen entsprechend in vier Höcker einzuschnüren; in der Regel kommt es aber nicht zu einer vollständigen Teilung in vier Stücke, sondern zuvor schicken sich die 4 Kerne wieder zu einer neuen Teilung an, indem sie sich in Spindeln mit zwei Polstrahlungen umwandeln. Dabei vertiefen sich die oben erwähnten Einschnürungen langsam, und jede Spindel kommt in einen Höcker oder eine Knospe zu liegen. Entweder wird die Trennung jetzt schon eine ziemlich vollständige, oder es treten, noch ehe die Furchen weit in den Dotter eingeschnitten haben, die 4 Spindeln, indem die Kernsegmente nach den Polen auseinanderweichen, zuvor in Teilung ein. Dies hat dann wieder zur Folge, daß sich die 4 ersten Höcker, noch ehe sie voneinander getrennt sind, abermals einzuschnüren beginnen (Knospenfurchung).

Das Auffälligste bei den beschriebenen Erscheinungen ist das plötzliche Auftreten von vier Polstrahlungen, denen nach allem, was wir wissen, ebenso viele Zentriolen zugrunde liegen müssen. Eine Er-

Digitized by Google

klärung hierfür bietet sich in den Vorgängen, welche sich an die Befruchtung des Echinodermeneies anschließen und welche ihre Besprechung im Kapitel XI finden, auf welches hiermit verwiesen wird.

Modifikationen von der in Fig. 203 C dargestellten Form der Kernumwandlung kommen nicht selten vor; sie bestehen darin, daß eine Strahlung von den drei übrigen etwas weiter entfernt liegt (Fig. 204). In diesem Fall sind nur die drei näher zusammen gelegenen Strahlungen durch 3 Spindeln zu einem Triaster vereinigt. Im Mittelpunkt des so gebildeten, gleichschenkligen Dreiecks stoßen drei Kernplatten zusammen, wieder eine regelmäßige Figur erzeugend. Die vierte abseits liegende Strahlung verbindet sich durch eine einzige Spindel mit der nächsten Strahlung des Triaster.

Als ein Uebergang zwischen den Figuren 203 und 204 läßt sich wohl Fig. 205 betrachten. Hier gehen von der mehr isoliert gelegenen Strahlung x 2 Spindeln nach dem übrigen Teil der Kernfigur, welche einen Triaster darstellt. Von den beiden Spindeln ist die eine nur schwach und unvollständig ausgebildet und fällt sofort durch die geringe Anzahl ihrer Kernsegmente auf. Sie würde wahrscheinlich gar nicht zur Anlage gelangt sein, wenn die Strahlung x noch etwas weiter von der Strahlung y entfernt wäre.

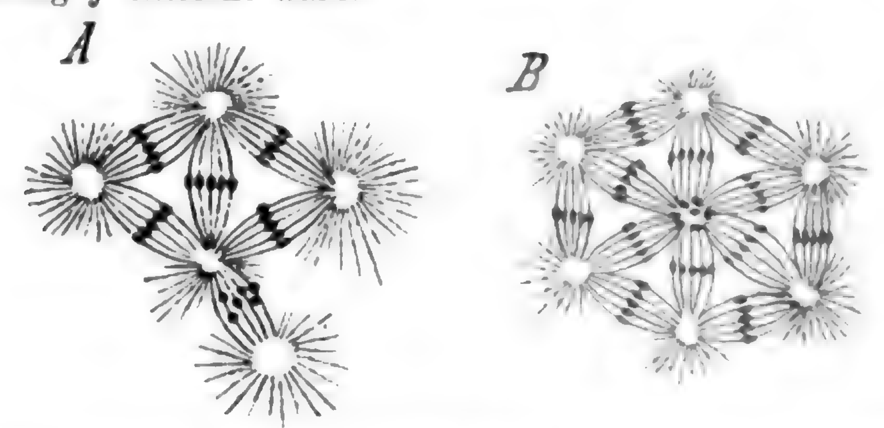


Fig. 206. **Komplizierte Spindelaggregate aus Echinodermeneiern,** welche infolge vorausgegangener Behandlung mit Nikotin bei der nachfolgenden Befruchtung durch viele Spermatozoen befruchtet worden waren. Nach O. und R. Hertwig.

Drei-, vier- und mehrpolige Kernteilungsfiguren (Triaster, Tetraster, Polyaster, pluripolare Mitosen) sind auch in krankhaft veränderten Geweben von pathologischen Anatomen, Arnold, Hansemann, Schottländer, Cornil, Denys etc., häufig beobachtet worden, besonders häufig in bösartigen Geschwülsten, wie in den Carcinomen. Sie gleichen in auffallender Weise den an Eizellen experimentell erzeugten und in den Figuren 202—204 abgebildeten Kernfiguren. Wahrscheinlich ist auch hier die Ursache für die abnormen Erscheinungen in chemischen Reizen zu suchen. So konnte Schottländer (VIII 1888) pathologische Kernteilungen im Endothel der Descemetschen Membran dadurch hervorrufen, daß er die Hornhaut des Froschauges mit Chlorzinklösung von bestimmter Konzentration anätzte und sie so in Entzündung versetzte. Bemerkenswert ist das veränderliche Zahlenverhältnis der Kernsegmente in den einzelnen Spindeln. Denn während in einigen 12, wurden in anderen nur 6 oder sogar nur 3 Segmente von Schottländer aufgefunden. Dieselbe Erscheinung wurde von meinem Bruder und mir, sowie von Boveri bei den Echinodermeneiern beobachtet.

Mehrpolige Kernteilungsfiguren können übrigens wahrscheinlich noch durch andere Ursachen, von denen uns zurzeit die wenigsten bekannt sind, veranlaßt werden. Eine häufige Ursache ist z. B. das Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle. Man kann leicht einen solchen Zustand auf experimentellem Wege willkürlich hervorrufen, wenn man Eizellen durch irgendwelche geeignete Eingriffe schädigt und dann befruchtet (O. Hertwig VIII 1875, 1890, 1891, Fol VIII 1883, O. und R. Hertwig 1887). Anstatt eines einzigen Samenfadens, wie es bei der normalen Befruchtung die Regel ist, dringen dann zwei, drei und mehr in den Dotter hinein. Die Folge einer derartigen Ueberfruchtung (Polyspermie) ist die Ausbildung vieler, der Zahl der eingedrungenen Samenfäden entsprechender Samenkerne. Dieselben legen sich zum Teil dem Eikern an, und da jeder von ihnen ein Zentrosom mit in das Ei hineingebracht hat, entstehen um den Eikern entsprechend viele Polstrahlungen. Und so wandelt sich, je nach der Zahl der Samenfäden, der Eikern in eine drei-, vier- und mehrstrahlige Kernteilungsfigur um (Fig. 206 A und B).

Fig. 207. Fig. 208.

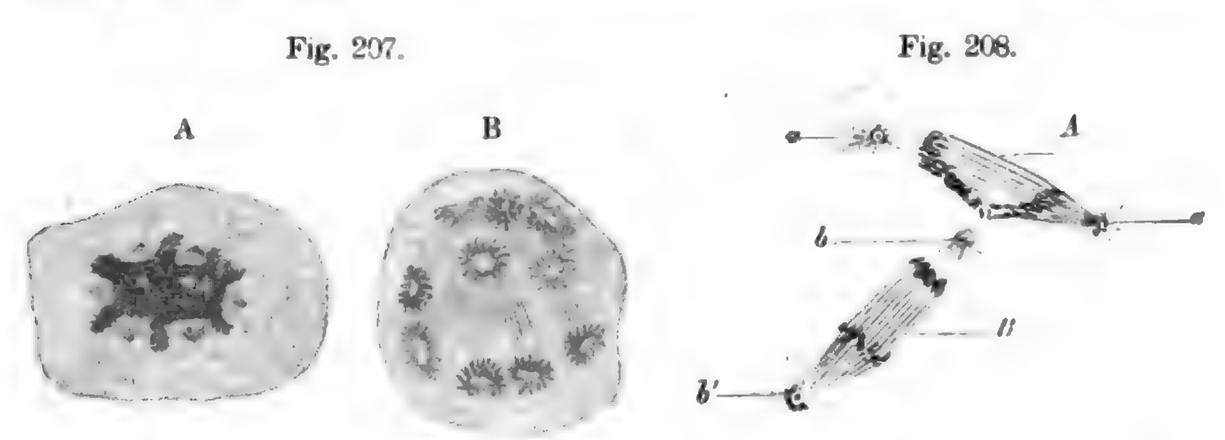


Fig. 207. A und B **Zwei vielpolige Kernfiguren mit vielen Gruppen von Muttersegmenten aus einer Riesenzelle der embryonalen Säugetierleber.** In B bilden die Tochtersegmente viele Gruppen, die nach den zahlreichen Polen zu auseinander gerückt sind. Nach Kostanecki.

Fig. 208. **Zwei Kernspindeln aus dem Dotter einer Forellenkeimscheibe.** Das Zentrosom der einen Spindel übt einen störenden Einfluß auf die Anordnung und Verteilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel aus. Nach Henneguy.

Auch die nicht mit dem Eikern verbundenen, sondern bei der Ueberfruchtung im Dotter isoliert gebliebenen Samenkerne werden sehr häufig der Ausgang eigentümlicher mehrpoliger Kernfiguren. Zunächst werden sie zu kleinen Samenspindeln. Benachbarte Spindeln rücken dann häufig zusammen derart, daß zwei Polstrahlungen und mithin wohl auch die in ihnen gelegenen Zentrosomen zu einem einzigen verschmelzen. Auf diese Weise können durch allmählich erfolgende Verschmelzungen, namentlich bei höheren Graden der Ueberfruchtung, die verschiedenartigsten Spindelaggregate zustande kommen. Auch die vom mehrfach befruchteten Eikern ausgehende, vielstrahlige Figur kann nachträglich durch Anlagerung von Samenspindeln noch eine kompliziertere Struktur erhalten.

In ähnlicher Weise erkläre ich mir die interessanten Befunde, welche an den Riesenzellen des Knochenmarks von Denys und an den Riesenzellen der embryonalen Säugetierleber von Kostanecki (VIII 1892) beobachtet worden sind. Im Verhältnis zu den zahlreichen Kernen werden auch viele Zentrosomen in der Zelle enthalten sein. Wenn daher

Digitized by Google

das ganze Kernaggregat in Teilung eintritt, werden sich viele Polstrahlungen entwickeln müssen, zwischen denen sich dann die Chromosome, deren Zahl unter Umständen mehrere hundert betragen kann, zu eigentümlich verzweigten Kernplatten anordnen. Eine solche ist in Fig. 207 A nach KOSTANECKI abgebildet worden. Wenn sich später die Muttersegmente in Tochtersegmente spalten, wandern diese gruppenweise nach den einzelnen Polen der komplizierten Kernteilungsfigur und bilden dort zahlreiche, kleine Kreise (Fig. 207 B). Aus jedem Kreis wird weiterhin ein Kern; zuletzt teilt sich die Riesenzelle in so viele Stücke, als Kerne resp. Kreise von Tochtersegmenten vorhanden waren.

In dieselbe Reihe gehören die von HENNEGUY (VIII 1891) am Forellenei gemachten Beobachtungen. Bekanntlich sind bei partiell sich furchenden Eiern zahlreiche Kerne, die Merocyten, in der Dotterschicht, welche unter den Keimzellen liegt, zerstreut. Zuweilen treten einige von ihnen, indem sie sich zur Teilung gleichzeitig vorbereiten, zu kleinen Spindelaggregaten zusammen. Dafür, daß die Pole hierbei als Attraktionszentren wirken, ist sehr lehrreich der folgende, von HENNEGUY mitgeteilte

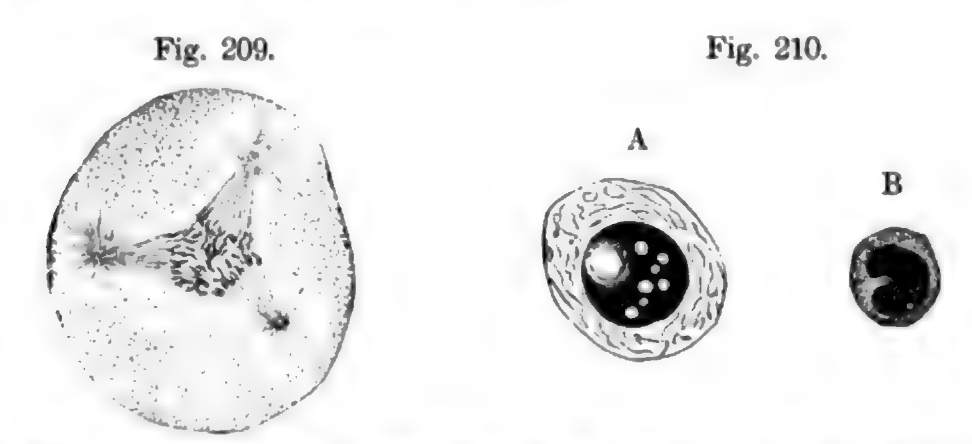


Fig. 209. **Zelle mit einer dreipoligen Kernfigur aus dem Forellenkeim.** Nach HENNEGUY.

Fig. 210. A **Samenzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von Salamandra maculata.** Aus FLEMMING. Taf. 25, Fig. 51 a. B **Zwischenkörperchen (corps résiduel) aus dem Hoden von Ascaris megalocephala. Kernrückbildung.**

Fall (Fig. 208): Zwei in Teilung begriffene Merocyten liegen in der gemeinsamen Dottermasse dicht beieinander, und zwar so, daß die Spindelachse von B in ihrer Verlängerung die Spindel A im Aequator schneiden würde und daß das eine Zentrosom *b* sich in großer Nähe von der Spindel A befindet. Dadurch ist bei der Spindel A die Verteilung der Tochtersegmente in ganz auffälliger Weise gestört worden. Anstatt in zwei Gruppen nach den Polen *a a*, wie bei normalem Verlauf, auseinanderzuweichen, hat sich eine Anzahl von ihnen, welche sich am meisten in der Wirkungssphäre des Zentrosoms *b* der nahegelegenen, fremden Spindel befunden hat, nach *b* begeben. Mit einem Wort: das Zentrosom der einen Spindel hat ganz offenbar einen störenden Einfluß auf die Anordnung und Verteilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel ausgeübt.

An demselben Objekt hat HENNEGUY in Keimzellen, die sich von der Merocytenschicht nachträglich abtrennen, auch Triaster, wie ein solcher in Fig. 209 abgebildet ist, und Tetraster wahrgenommen.

Unter schädlichen Einflüssen werden auch die Zellkerne verändert und machen Degenerationsvorgänge durch, die sich im mikroskopischen Präparat erkennen lassen. Namentlich in den Geschlechtsorganen scheinen

Digitized by Google

sich häufig einzelne Keimzellen oder Gruppen von solchen, ehe sie die volle Reife erlangt haben, zurückzubilden, wie von FLEMMING und HERMANN für Salamandra maculata, von mir für Ascaris megalocephala festgestellt worden ist. In den Kernen geht das Gerüst zugrunde. Das Chromatin sammelt sich zu einem kompakten Klumpen an, der sich durch eine auffallend starke Färbbarkeit in den verschiedensten Farbstoffen auszeichnet. Das Protoplasma nimmt im Verhältnis zu entsprechenden normalen Keimzellen an Masse ab. Derartig verkümmerte Zellen mit ganz desorganisierten Kernen sind in Fig. 210 abgebildet. A ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von Salamandra, B eine Keimzelle von Ascaris, wie sie sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen corps résiduel oder Zwischenkörperchen bekannt ist. WASIELEWSKI hat durch Injektion von Terpentin in den Hoden von Säugetieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der Degeneration auf experimentellem

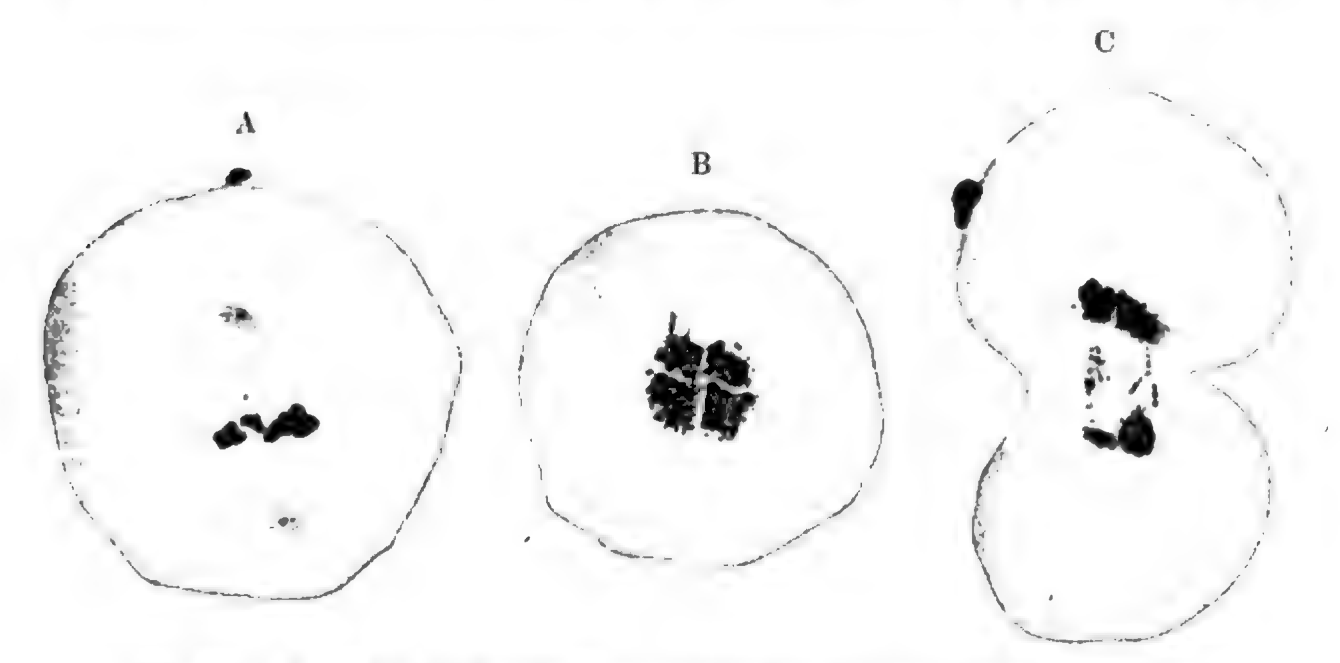


Fig. 211. A, B und C **Kernteilungsfiguren von Ascaris megalocephala, die mit Radium (Aktivität von 7,4 mg reines Radiumbromid) bestrahlt worden waren.** Nach PAULA HERTWIG. A Seitliche Ansicht der Spindel, B Kernteilungsfigur vom Pol gesehen, C Ei in Zweiteilung.

Wege versetzen können. Für derartig veränderte, im Absterben begriffene Kerne wird in der pathologischen Anatomie der Name Pyknose gebraucht.

Unter den Faktoren, welche in erster Linie die Kernsubstanzen in sehr eigentümlicher Weise beeinflussen, stehen obenan

die Radium- und Röntgenstrahlen.

Sie wurden schon auf p. 169 kurz erwähnt und dort geradezu als ein biologisches Reagens für Kernsubstanzen bezeichnet. Besonders beweisende Untersuchungen hat PAULA HERTWIG ausgeführt. Als sie in Teilung begriffene Eier von Ascaris megalocephala, die wegen ihrer großen und nur in Vierzahl vorhandenen Chromosomen hierfür sehr empfehlenswerte Objekte sind, 1–2 Stunden mit Radium bestrahlte, erhielt sie die verschiedenartigsten abnormen karyokinetischen

Digitized by Google

Figuren, von denen eine Auswahl in den Figuren 211 A, B und C wiedergegeben ist. Das Chromatin sammelt sich nicht in den bekannten 4 Kernschleifen (Fig. 139) an, sondern bildet größere Brocken und kleinere Körnchen, die gewöhnlich durch Linin verbunden in vier Gruppen zusammengedrängt sind (Fig. 211 A und B). Auf dem Stadium der Muttersterne oder in der Metaphase weichen die körnigen Chromatinmassen in zwei Hälften auseinander (Fig. 211 C), doch bleiben dabei fast stets einige Nachzügler zwischen ihnen liegen noch zur Zeit, wo sich das Protoplasma zur Teilung anzuschicken beginnt. Längere Zeit nach der Bestrahlung verliert der Kern überhaupt sein Teilungsvermögen und seine bläschenförmige Beschaffenheit im Ruhestadium: er wandelt sich in homogene, häufig mit einer Vakuole im Inneren versehene Chromatinkugeln um.

Von verschiedenen Forschern (Oscar und Günther Hertwig, Barratt und Arnold) wurde an Zellen, die gegen β- und γ-Strahlen besonders empfindlich sind, wie an männlichen und weiblichen Keim- und embryonalen Ganglienzellen, Veränderungen ihres Kerns beobachtet, welche die pathologischen Anatomen als Karyorhexis und als Pyknose zu bezeichnen pflegen. Entweder hat sich das Chromatin als eine stark färbbare, homogene Kugelschale, meist nur als eine Kalotte der Kernmembran angelagert, oder der Kern ist ganz zusammengeschrumpft auf ein kleines, kompaktes und homogenes Kügelchen, das bei Färbung in Boraxkarmin durch seine rote Färbung aus dem normalen Gewebe hervorleuchtet.

In ähnlicher Weise berichtet Körnicke vom Pflanzengewebe, daß bei langer Bestrahlung von Vegetationskegeln oder von Pollenmutterzellen die Chromosomen in den Spindeln untereinander verklumpen, daß im Knäuelstadium der Kernfaden seine Abgrenzung verliert und daß der Knäuel auf diese Weise schließlich ein vollständig homogener Klumpen wird, welcher begierig Safranin aufnimmt. In den Tochterkernen von Pollenmutterzellen sah er eine übergroße Menge extranukleärer Nukleolen im umgebenden Plasma auftreten, was deutlich auf eine Störung der normalen Verhältnisse hinweist. Mit Recht schließt Körnicke hieraus auf eine schädigende Wirkung der Radiumstrahlen auf die sogenannten chromatischen Bestandteile des Kerns.

Daß mit der Dauer der Bestrahlung proportional die Schädigung der Kernsubstanz zunimmt, dafür kann man als einen ausgezeichneten und empfindlichen Maßstab reife Samenfäden benutzen, die 5, 15, 30, 60 Minuten und länger mit einem Radiumpräparat bestrahlt und dann zur Befruchtung normaler reifer Eier verwendet werden. Am geeignetsten für derartige Experimente ist der Samen von Seeigeln, von dem man einen kleinen Tropfen in einen hohlen Objektträger in eine feuchte Kammer bringt und durch Auflegen einer Radiumkapsel bestrahlt. Die Samenfäden lassen sich in dieser Weise sogar 16—20 Stunden lang bestrahlen, wobei sie nicht nur beweglich bleiben, sondern auch die Fähigkeit, in das Ei einzudringen und so den Anfang der Befruchtung auszulösen, noch besitzen. Trotzdem sind sie in ihrer ganzen Konstitution verändert, und zwar, wie schon gesagt, proportional der Dauer der Bestrahlung. Allerdings sind irgendwelche Veränderungen in dem Bau und dem Verhalten der Samenfäden direkt auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen unmittelbar nach der Bestrahlung nicht wahrzunehmen; aber auf indirektem Wege läßt sich hierfür ein absolut sicherer Beweis an den auffälligen Abweichungen führen, welche Eier,

die mit bestrahltem Samen befruchtet worden sind, im Vergleich zu normalen darbieten. Auch kann in einem befruchteten Ei von einem bestimmten Grad der Radiumwirkung an das bestrahlte oder sagen wir kurz: das Radium-Chromatin mikroskopisch deutlich vom unbestrahlten Chromatin des Eikernes unterschieden werden. Den Entwicklungsprozeß habe ich daher in meiner Untersuchung als einen außerordentlich feinen Maßstab für die Beurteilung der in bestrahlten Samenfäden hervorgerufenen Radiumwirkung bezeichnet. Doch wird hierüber uns erst das 11. Kapitel über den Befruchtungsprozeß noch nähere Angaben bringen.

Digitized by Google

NEUNTES KAPITEL.

B. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung des Verlaufs der Zellteilung.

1. Allgemeine Regeln.

Abgesehen von den im letzten Abschnitt besprochenen Prozessen der Kernsegmentierung, der Kernzerschnürung und der endogenen Kernbildung, kann die Zellvermehrung noch ein sehr verschiedenartiges Aussehen gewinnen, je nach der Art und Weise, wie sich der Protoplsmakörper bei der Teilung verhält. Ehe wir uns mit den hierdurch bedingten Hauptarten und Unterarten der Zellvermehrung bekannt machen, wird es zuvor notwendig sein, auf einige allgemeine Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma einzugehen, auf welche ich in meiner Schrift: „Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen" (O. HERTWIG IX 1884) die Aufmerksamkeit gelenkt habe.

In der ruhenden Zelle kann der Kern bald diese, bald jene Lage einnehmen, auch seinen Ort verändern; in Pflanzenzellen z. B. kann er durch die Protoplasmaströmung hierhin und dahin mitgeführt werden. Unter besonderen Verhältnissen aber, so namentlich bei der Zellteilung, die hier zunächst erörtert werden soll, während andere Beispiele uns erst in Kapitel X beschäftigen werden, tritt der Kern zum Protoplasmakörper in ganz bestimmte, gesetzmäßige Lagebeziehungen.

Zwischen Protoplasma und Kern finden während der Teilung Wechselwirkungen statt, um mich eines Gleichnisses zu bedienen, wie zwischen Eisenteilchen und einem beweglich aufgehängten Magneten. Durch die magnetische Kraft werden die Eisenteilchen polarisiert und dadurch veranlaßt, sich in Radien um die Pole herum zu gruppieren. Auf der anderen Seite aber übt die Massenverteilung des Eisens auf die Stellung des Magneten auch wieder einen richtenden Einfluß aus. In der Zelle erhalten die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Kern ihren sinnenfälligen Ausdruck in den früher beschriebenen Strahlenfiguren, welche in der Umgebung der Zentrosomen entstehen. *Die Folge dieser Wechselwirkungen aber ist, daß der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht.*

Um diesen Satz zu beweisen, gibt es wohl keine geeigneteren Objekte als die tierischen Eizellen, die uns ja in ihrer Größe, Form und inneren Organisation sehr zahlreiche, interessante Verschiedenheiten darbieten.

Bei den meist kleinen Eiern, in denen Protoplasma und Dotterbestandteile mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind, nimmt der Eikern *vor der Befruchtung* (Fig. 212 A) keine fest bestimmte Lage ein. Wenn er dagegen *nach der Befruchtung* als Keimkern in

Tätigkeit zu treten beginnt (Fig. 212 B), stellt er sich genau in den geometrischen Mittelpunkt ein, also, wenn das Ei Kugelform hat, in ihr Zentrum, wenn es dagegen oval ist (Fig. 216), in die Mitte der die beiden Pole verbindenden Längsachse. Von einer Strahlensphäre umgeben, sieht man den Kern durch das Protoplasma nach dem im voraus zu bestimmenden Orte hinwandern.

Abweichungen von der Normalstellung treten häufig infolge besonderer Verhältnisse ein, welche sich zum Teil feststellen lassen, zum Teil aber sich noch unserer Kenntnis entziehen. So ist ein wichtiger Faktor, durch welchen die Lage des Kerns reguliert wird, die Art und Weise, in welcher Protoplasma und Deutoplasma, von denen dieses meist ein größeres spezifisches Gewicht als jenes besitzt, ungleichmäßig im Eiraum verteilt sind. Sehr häufig nehmen dann die Eier eine polare Differenzierung an, die teils eine direkte Folge der Schwerkraft ist, unter deren Einfluß sich eine Sonderung der verschiedenen Substanzen nach ihrer Schwere vollzieht, teils aber auch durch andere Vorgänge, wie durch die Reife- und Befruchtungserscheinungen, hervorgerufen wird.

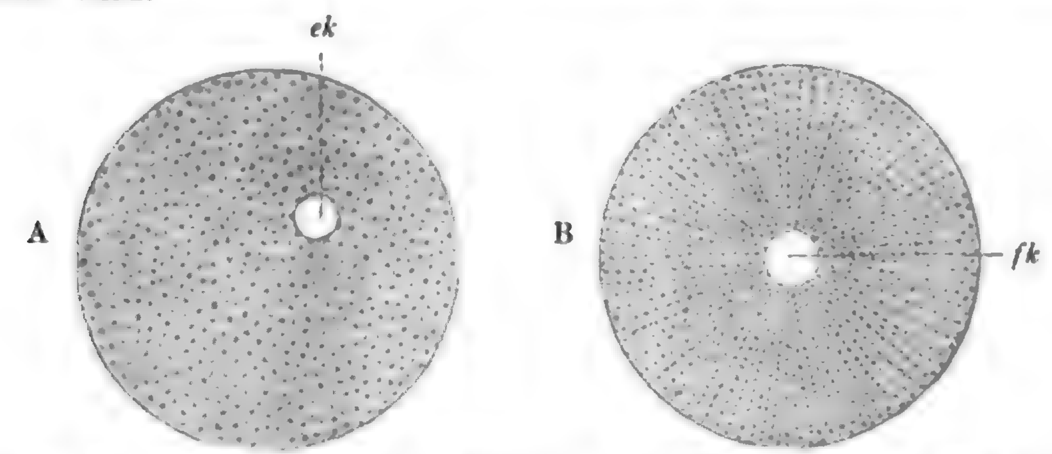


Fig. 212. A **Reifes Ei eines Seeigels.** Dasselbe schließt im Dotter den sehr kleinen Eikern (*ek*) ein. Nach O. Hertwig. B **Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung.** *fk* Ei- und Samenkern sind zum Keimkern verschmolzen, der im Zentrum einer Protoplasmastrahlung liegt. Nach O. Hertwig.

Die polare Differenzierung besteht darin (Fig. 213 und 214), daß sich an dem einen Pol das leichtere Protoplasma, an dem anderen Pol dagegen das schwerere Dottermaterial ansammelt. Die Sonderung kann bald weniger, bald schärfer durchgeführt sein. Bei den Eiern der Amphibien z. B. ist sie in Durchschnitten durch ein Ei sehr wenig auffällig; nur in seiner einen Hälfte sind die Dotterplättchen etwas kleiner und durch mehr Protoplasma voneinander getrennt, in der anderen Hälfte aber werden sie größer und liegen dichter zusammen. In anderen Fällen hat sich vom dotterhaltigen Teil des Eies eine kleine Menge von mehr oder minder dotterfreiem Protoplasma abgesondert und wie bei den Reptilien und Vögeln (Fig. 214 *k.sch*) die Form einer Scheibe angenommen.

Die beiden Pole des Eies unterscheidet man voneinander als den animalen und den vegetativen. An jenem ist mehr Protoplasma, an diesem mehr Dottermaterial angesammelt; jener hat daher ein geringeres, dieser ein größeres spezifisches Gewicht. Infolgedessen müssen polar differenzierte Eier stets ein und dieselbe Gleichgewichtslage einzunehmen suchen. Während bei kleinen Eiern mit gleichmäßig verteiltem Material

der Schwerpunkt mit dem Mittelpunkt der Kugel zusammenfällt und ihre Lage daher eine wechselnde sein kann, ist bei polar differenzierten Eiern der Schwerpunkt exzentrisch geworden, und zwar hat er sich mehr oder minder weit nach dem vegetativen Pole zu verschoben. Es wird daher stets eine solche Orientierung im Raume eintreten, daß der vegetative Pol nach abwärts, der animale nach oben gekehrt ist. Eine Linie, welche die beiden Pole verbindet und als Eiachse bezeichnet wird, muß sich, wenn keine Hindernisse der freien Bewegung der Eikugel entgegentreten, stets lotrecht einstellen.

Lehrreiche Beispiele hierfür bieten das Froschei und das Hühnerei. Am Froschei (Fig. 213) sind die ungleichen Hälften schon äußerlich dadurch kenntlich gemacht, daß die animale Hälfte dunkelschwarz pigmentiert ist, die vegetative gelblich aussieht. Wird ein solches Ei nach der Befruchtung in das Wasser gebracht, so nimmt es in wenigen

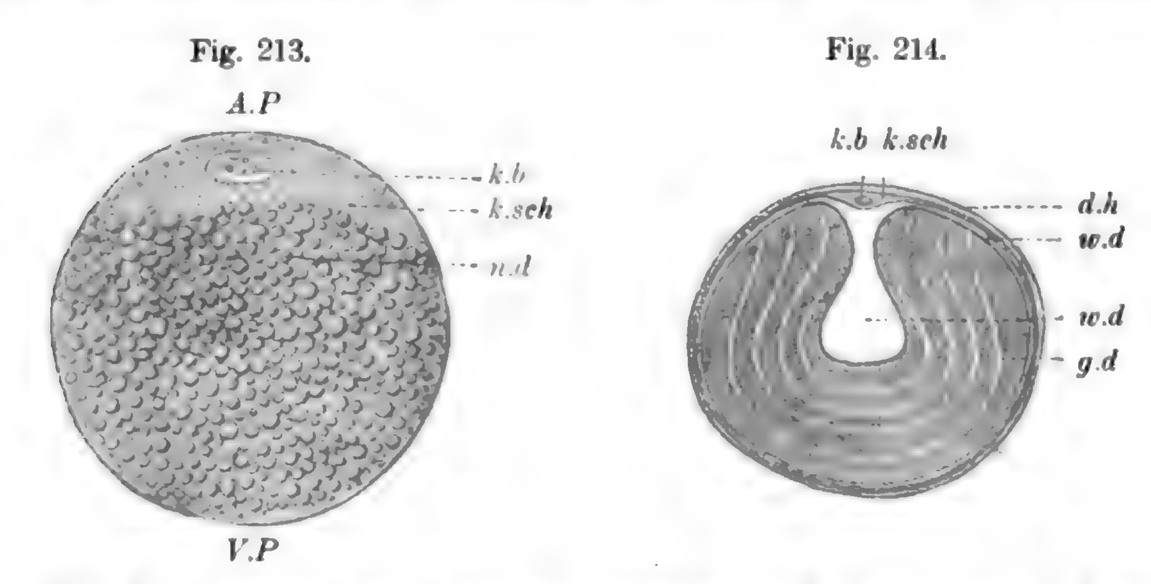


Fig. 213. **Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter.** Nach O. Hertwig. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pol (*A.P*), eine Keimscheibe (*k.sch*), in welcher das Keimbläschen (*k.b*) eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter (*n.d*) füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P*) zu aus.

Fig. 214. **Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock.** Nach O. Hertwig. *k.sch* Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* weißer Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

Sekunden eine feste Ruhelage ein, indem sich stets die schwarze Seite nach oben, die helle Seite, weil sie spezifisch schwerer ist, nach abwärts kehrt. Ebenso mag man das Hühnerei (Fig. 214) drehen, wie man will, stets wird man die Keimscheibe (*k.sch*) den höchsten Punkt der Dotterkugel einnehmen sehen, weil die Kugel bei jeder Bewegung in ihrer Eiweißhülle mit rotiert und sich mit dem vegetativen Pol nach abwärts einstellt. — Polare Differenzierung kommt ebenso wie bei den kugeligen auch bei ovalen Eiern vor. Als Beispiel diene uns das Ei eines Wurmes, Fabricia (Fig. 215). Hier ist am einen Ende des ovalen Körpers mehr Protoplasma, am entgegengesetzten mehr Dottermaterial angehäuft.

Bei polar differenzierten Eiern wird man nun den befruchteten Kern vergebens an den Stellen, wo er bei dotterarmen Eiern liegen würde, suchen. Nur einer oberflächlichen Betrachtung wird dies als eine Ausnahme von der oben aufgestellten Regel erscheinen; bei tieferem Nachdenken dagegen bilden solche Fälle eher eine Bestätigung des Satzes, daß der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht

und Wechselwirkungen zwischen ihm und dem Protoplasma, nicht aber zwischen ihm und dem Dottermaterial stattfinden, da dieses bei allen Teilungsprozessen sich wie eine passive Masse verhält. Ungleichmäßigkeiten in der Protoplasmaverteilung müssen sich daher auf Grund des obigen Satzes in der Lage des Kerns geltend machen, und zwar muß der Kern nach den Orten der größeren Protoplasmaansammlung hinrücken, sich also gerade in entgegengesetzter Richtung wie der Schwerpunkt bewegen. Je mehr dieser nach dem vegetativen Pole, um so mehr wird der Keimkern nach dem animalen Pole zu liegen kommen. Und so lehrt die Untersuchung es uns auch in der Tat. Im Froschei (Fig. 222) findet sich der Keimkern etwas oberhalb der Aequatorialebene der Kugel in ihrer animalen Hälfte; in den Eiern, an denen sich das Protoplasma als Keimscheibe noch schärfer vom Dotter gesondert hat (Fig. 214), ist der Keimkern in die nächste Nähe des animalen Poles emporgestiegen und in die Keimscheibe selbst aufgenommen worden (Reptilien, Vögel, Fische etc.). Ebenso ist im Ei von Fabricia (Fig. 215) der Kern nach der protoplasmareicheren Hälfte des ovalen Körpers verschoben.

Noch mehr tritt die Wechselwirkung zwischen Protoplasma und Kern, durch welche seine Lage bedingt wird, während der Teilung selbst hervor, von dem Moment an, wo sich die beiden Pole bilden. Es läßt sich hier die zweite allgemeine Regel aufstellen, daß die beiden Pole der Teilungsfigur in die Richtung der größten Protoplasmamassen zu liegen kommen, etwa in derselben Weise, wie die Lage der Pole eines Magneten durch Eisenteile in seiner Umgebung beeinflußt wird. Nach der zweiten Regel kann z. B. in einem kugeligen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmäßig verteilt sind, die Achse der zentral gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Protoplasmakörper nur mit seinem längsten Durchmesser zusammenfallen. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe stellt sich die Spindelachse parallel zur Oberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in den längsten Durchmesser ein.

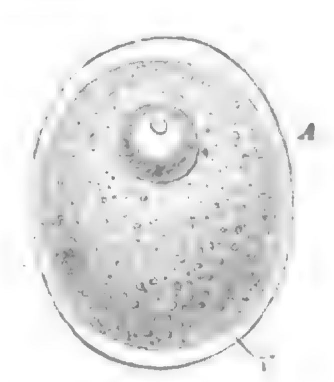


Fig. 215.
Ei von Fabricia.
Nach Haeckel. *A* animaler Teil, *V* vegetativer Teil.

Mit unseren Regeln stimmen die Erscheinungen, wie sie bei der Zellteilung und besonders bei der Eifurchung beobachtet werden, im allgemeinen überein, namentlich aber lassen sich als Beweis Beobachtungen von Auerbach (VIII 1874) an den Eiern von Ascaris nigrovenosa und die später (p. 260) zu erörternden Experimente von Pflüger, Roux, Hertwig, Driesch u. a. anführen.

Die Eier der von Auerbach untersuchten Nematoden (Fig. 216) haben eine ovale Gestalt, so daß zwei Pole an ihnen zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine verschiedene Rolle spielen. An dem einen Pole nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Polzellen und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterusausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Samenkörpers statt: hier erscheint der Samenkern (s. Kapitel über die Befruchtung). Beide Kerne wandern dann unter gleichmäßiger Größenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiachse zusammenfällt, aufeinander zu, treffen sich in der Mitte

Digitized by Google

der Eiachse, nachdem sie zu zwei ansehnlichen Bläschen ausgewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsflächen ab (Fig. 216 A). Es pflegt nun die Achse der sich ausbildenden Spindel, an deren Enden die Zentrosomen liegen, bei der Kopulation der Geschlechtskerne in ihre Berührungsfläche oder in die Kopulationsebene zu fallen. Würde dies auch hier erfolgen, so würde die Spindelachse entgegen der oben aufgestellten Regel die Längsachse des Eies unter rechtem Winkel schneiden, es würden die Zentrosomen in der Richtung der kleinsten Protoplasmamengen eingestellt sein, und es müßte schließlich die erste Teilungsebene das Ei seiner Länge nach halbieren.

Ein derartiger, der Regel zuwiderlaufender Fall tritt nun aber hier nicht ein, weil Protoplasma und Kern, indem sie aufeinander einwirken, ihr Lageverhältnis zueinander, den gegebenen Bedingungen entsprechend, nachträglich regulieren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung

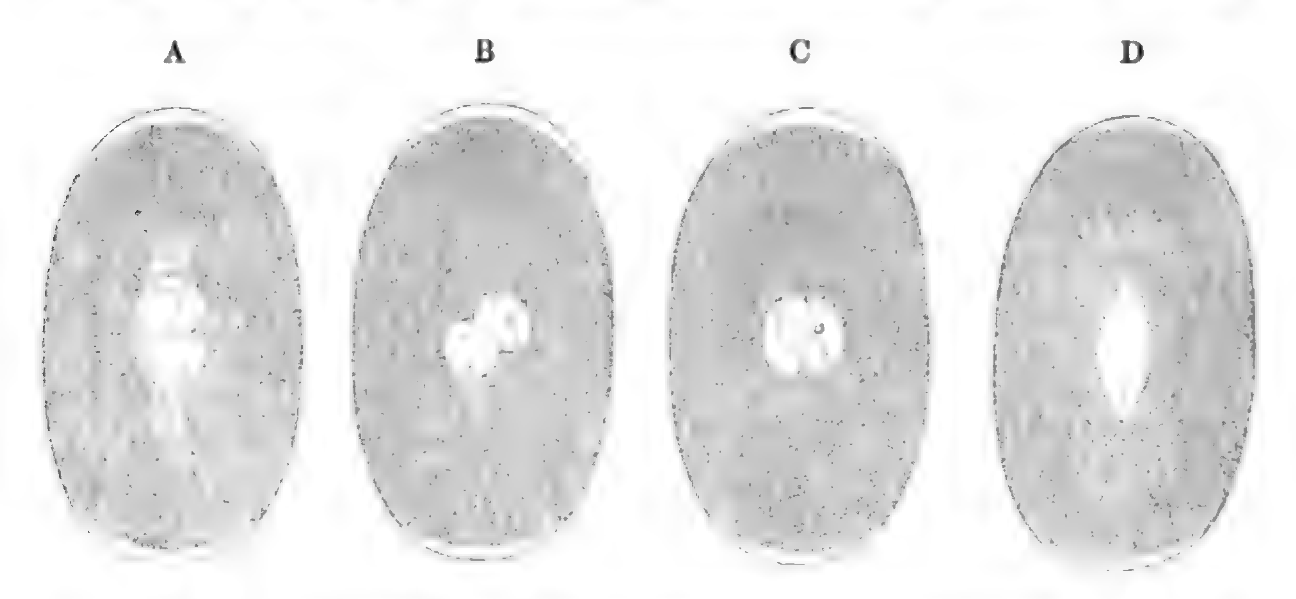


Fig. 216. **Eier von Ascaris nigrovenosa in stark komprimiertem Zustand auf vier verschiedenen Stadien der Befruchtung.** Nach AUERBACH, Taf. IV, Fig. 8—11.

des kopulierten Kernpaares, welche eine für die Teilung durchaus unzweckmäßige ist, ändert sich, sowie sich die zwei Pole schärfer ausbilden. Das Kernpaar fängt an, sich um einen rechten Winkel zu drehen (Fig. 216 B), und zwar so lange und in der Art, daß die Kopulationsebene mit der Längsachse des Eies zusammenfällt (Fig. 216 C). „Die Richtung, in welcher die Drehung unter dem Mikroskope erfolgt, geschieht bald im Sinne eines Uhrzeigers, bald im entgegengesetzten“ (AUERBACH). Infolge des interessanten Rotationsphänomens kommen wieder, wie es die Regel verlangt, die beiden Pole der Teilungsfigur in die Richtung der größten Protoplasmamassen zu liegen (Fig. 216 D).

Noch besser als durch die Figuren von AUERBACH, die nach dem lebenden Ascarisei gezeichnet sind, wird die Notwendigkeit und Ursache der Drehung des Kernpaares verständlich werden durch die von mir entworfenen drei Schemata, in welchen die Lage der Zentrosomen und der sich bildenden Spindel und die um die Zentrosomen entstehende und sich allmählich verstärkende Protoplasmastrahlung in die kopulierten Kerne eingetragen ist (Fig. 217 A, B, C).

Digitized by Google

Aus der Regel, daß bei der Teilung die Lage der Kernachse von der Differenzierung und Form des umhüllenden Protoplasmakörpers bestimmt wird, derart, daß sich die Pole in der Richtung der größten Protoplasmaansammlungen einstellen, ergibt sich weiter noch die kausale Begründung für eine dritte Regel, welche SACHS (IX 1882) beim Studium der Pflanzenanatomie erhalten und als das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung der Teilungsflächen bei der Zweiteilung bezeichnet hat. Denn wenn wir die Ursache wissen, durch welche die Lage der Spindelachsen bedingt wird, dann können wir unter allen Umständen auch im voraus bestimmen, wie die Teilungsebenen zu liegen kommen, da diese die Spindelachsen unter rechtem Winkel schneiden müssen. Eine weitere Konsequenz unserer Regel ist, daß die Trennung der Zelle „in einer Fläche minimae areae" erfolgt.

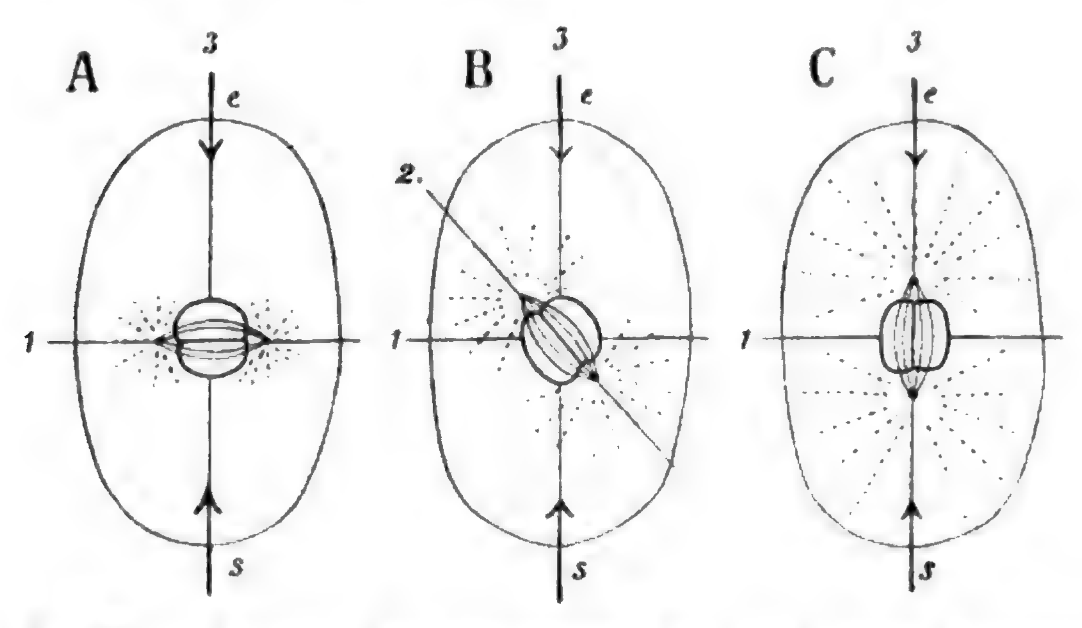


Fig. 217. **3 Schemata des befruchteten Eies von Ascaris nigrovenosa,** um die Drehung des kopulierten Kernpaares zu erläutern. Die Pfeile *e* und *s* zeigen die Richtung an, in welcher sich Ei- und Samenkern aufeinander bewegt haben. Linie *1* ist die Querachse des Eies, mit welcher die Teilebene später zusammenfällt. Die Linie *2* zeigt die Richtung der Kopulationsfläche auf einem Zwischenstadium B an. Nach O. HERTWIG.

Im großen und ganzen wird nun bei jeder Teilung einer Mutterzelle, wenn dieselbe nicht in einer Richtung außerordentlich in die Länge gestreckt ist, der Fall eintreten, daß in den Tochterzellen die Achse, welche in der Richtung der früheren Hauptachse der Mutterzelle liegt, die kürzeste geworden ist. Die Achse der zweiten Teilspindel wird sich daher in diesem Falle nie in der Richtung der vorausgegangenen Teilspindel, vielmehr rechtwinklig zu dieser Richtung, der Form des Protoplasmakörpers entsprechend, einstellen müssen. Daher wird die zweite Teilebene die erste rechtwinklig schneiden müssen. Im allgemeinen werden die aufeinanderfolgenden Teilflächen einer Mutterzelle, die in 2, 4, 8 und mehr Tochterzellen durch sukzessive Zweiteilung vermehrt wird, in den drei Richtungen des Raumes alternierend erfolgen und dabei mehr oder weniger genau senkrecht aufeinander stehen.

Bei pflanzlichen Geweben ist dies oft sehr schön zu erkennen, weil sich hier ein festes Zellhautgerüst, den Teilungsebenen der Zellen ent-

Digitized by Google

sprechend, rasch ausbildet und so dieselben gewissermaßen dauernd fixiert. Bei tierischen Zellen ist es viel weniger der Fall, weil ihre Form beim Fehlen einer festen Membran sich zwischen den Teilungen häufig verändert; auch die Lage der Zellen zueinander ist dem Wechsel unterworfen. Es treten „Brechungen und Verschiebungen“ der ursprünglichen Teilstücke einer Mutterzelle ein, wofür das Studium der Furchungserscheinungen von Eizellen, über welche auf p. 250 gehandelt werden wird, Beispiele liefert.

In der Botanik werden die in den drei Richtungen des Raumes sich schneidenden Wandrichtungen als tangentiale oder perikline, als transversale oder antikline und als radiale bezeichnet (Fig. 218 und 219). Perikline oder tangentiale Wandrichtungen sind im gleichen Sinne wie die Oberfläche der Organe orientiert. Antikline oder transversale Wände schneiden die periklinen und zugleich die Wachstumsachse des Organs unter rechtem Winkel. Radiale Wände endlich sind solche, welche ebenfalls rechtwinklig zu den periklinen gestellt sind, aber die Wachstumsachse des Organs in sich aufnehmen. Um dieses Verhältnis an einem Beispiel klar zu machen, wählen wir gleich ein etwas schwierigeres Objekt, den Vegetationspunkt eines Sprosses. Für denselben weist Sachs die Gültigkeit seines Prinzips in folgenden Sätzen nach, welche seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (I 1882) entnommen sind:

Fig. 218. **Konstruktion des Zellnetzes an einem Vegetationspunkt.** Nach Sachs, Fig. 284.

„Die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse zeigen auf richtig geführten Längs- und Querschnitten charakteristische Zellwandnetze oder Zellenanordnungen, die überall auch bei den verschiedensten Pflanzenarten typisch übereinstimmen, was im wesentlichen darauf beruht, daß auch die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, indem sie überall durch Einlagerung an Volumen zunimmt, durch Zellwände gekammert und gefächert wird, welche einander rechtwinklig schneiden. Der Längsschnitt eines Vegetationspunktes läßt jederzeit ein System von Periklinen erkennen, welches durch Antiklinen, die ihrerseits die orthogonalen Trajektorien jener darstellen, geschnitten wird. Haben wir es dabei mit Vegetationspunkten flächenförmiger Gebilde zu tun, so sind auch nur diese beiden Systeme von Zellwänden vorhanden; ist dagegen der Vegetationspunkt halbkugelig oder kegelförmig oder sonst ähnlich gestaltet, also nicht bloß flächenförmig, sondern körperlich gebildet, so ist noch ein drittes System von Zellwänden vorhanden, nämlich Längswände, welche von der Längsachse des Vegetationspunktes aus radial nach außen verlaufen.“

„Es wird jedoch zur Erleichterung des Verständnisses beitragen, wenn wir auch hier wieder unsere weiteren Betrachtungen an ein nach

bestimmten Grundsätzen, aber willkürlich konstruiertes Schema anknüpfen und zunächst für dasselbe nur die Flächenansicht eines Längsschnittes durch einen Vegetationspunkt (Fig. 218) zugrunde legen. Halten wir uns hierbei an unsere Figur, deren Umriß *E E* dem Längsschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes entspricht, und setzen wir voraus, daß dieser Umriß, wie es auch häufig in der Natur nahezu eintrifft, die Form einer Parabel habe und daß die Fächerung des Raumes, den die embryonale Substanz des Vegetationspunktes erfüllt, wieder in der Art stattfinde, daß anti- und perikline Wände einander rechtwinklig schneiden. Unter dieser Voraussetzung kann man nun nach einem bekannten Lehrsatz der Geometrie das Zellnetz in unserer Figur konstruieren: vorausgesetzt, daß *x x* die Achse und *y y* die Richtung des Parameters ist, sind alle die mit *Pp* bezeichneten Periklinen eine Schar von konfokalen Parabeln. Ebenso sind alle Antiklinen *Aa* eine Schar konfokaler Parabeln, welche Brennpunkt und Achse mit den vorigen gemeinschaftlich haben, aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Zwei solche Systeme konfokaler Parabeln schneiden einander überall rechtwinklig."

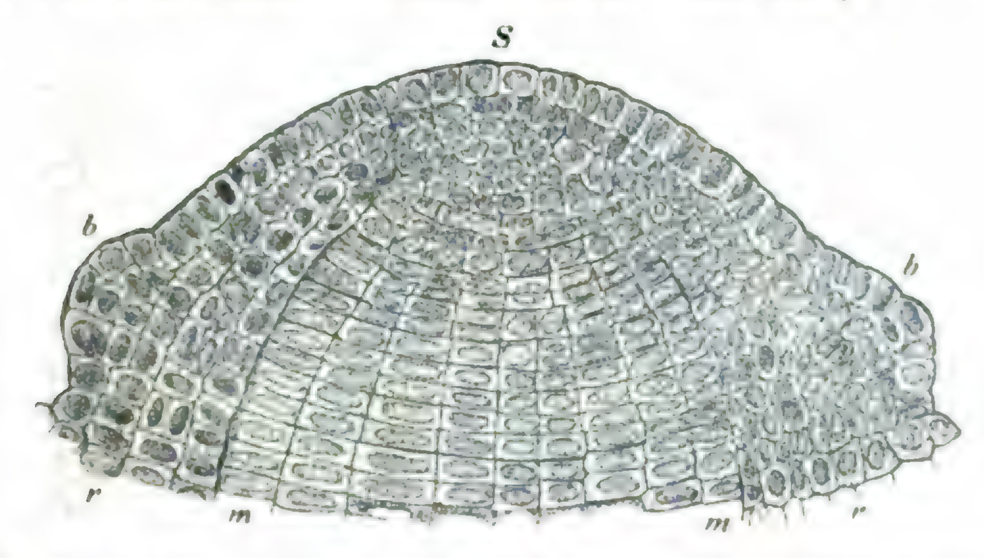


Fig. 219. **Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltanne (Abies pectinata.** Ungefähr 200mal vergrößert. Nach SACHS, Fig. 285. *S* Scheitel des Vegetationspunktes, *b b* jüngste Blätter, *r r* Rinde, *m m* Mark.

„Sehen wir nun nach, ob ein medianer Längsschnitt durch einen vorgewölbten, ungefähr parabolisch geformten Vegetationspunkt ein Zellnetz darbietet, welches in den wesentlichen Eigenschaften mit unserem geometrisch konstruierten Schema übereinstimmt, da finden wir z. B. am Vegetationspunkt der Edeltanne (Fig. 219) sofort die entsprechende innere Struktur, wenn man nur beachtet, daß in unserer Figur die beiden Vorwölbungen *b b* das Bild einigermaßen stören; es sind junge Blattanlagen, welche aus dem Vegetationspunkt hervorsprossen. Im übrigen erkennt man sofort die beiden Systeme von Anti- und Periklinen, deren Krümmungen kaum einen Zweifel darüber lassen, daß sie einander, wie in unserem obigen Schema, rechtwinklig schneiden oder die Antiklinen, die orthogonalen Trajektorien der Periklinen, sind. So wie in unserem Schema umlaufen auch nur einige wenige Periklinen unter dem Scheitel *S* den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Parabeln, die anderen reichen, von unten herkommend, nur bis in die Nähe des Brennpunktes, d. h. mit anderen Worten: die entsprechenden Zellteilungen finden immer erst dann statt, wenn die Periklinen unterhalb des Krümmungszentrums sich

Digitized by Google

weit genug voneinander entfernt haben, so daß neue Periklinen zwischen ihnen eingeschaltet werden müssen, und ganz dasselbe gilt von den Antiklinen *A a*. Man bemerkt leicht an unserem Schema (Fig. 218), daß um den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Anti- und Periklinen herum die Krümmungen der Konstruktionslinien besonders kräftig sind."

„Viele Hunderte von medianen Längsschnitten durch Vegetationspunkte von Sprossen und Wurzeln, welche die verschiedensten Beobachter gezeichnet haben, ohne auch nur im entferntesten das zugrunde liegende Prinzip zu kennen, entsprechen der von mir gegebenen Konstruktion und beweisen die Richtigkeit ihres Prinzips."

Um endlich einige Abweichungen von der normalen Zellteilung zu verstehen, ist noch eine vierte Regel zu beachten, welche von RABL (IX 1879) und von BALFOUR (VIII 1881) genauer formuliert ist und welche lautet: Die Schnelligkeit, mit welcher sich eine Zelle teilt, ist proportional der Konzentration des in ihr befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als protoplasmaärmere, aber dotterreichere. Der Satz erklärt sich daraus, daß beim Teilprozeß allein das Protoplasma die aktive, das in ihm eingelagerte Dottermaterial die passive Substanz ist, welche durch die aktive mitbewältigt werden muß. Die Arbeit für das Protoplasma ist bei der Teilung um so größer, je mehr Dotter vorhanden ist, und sie kann in vielen Fällen sogar eine so große werden, daß sie nicht mehr zu Ende geführt werden kann. Dieses tritt häufig bei polar differenzierten Eiern ein, wenn bei ihnen sich der Hauptteil des Protoplasma am animalen Pol konzentriert hat. Dann bleibt die Teilung auf diesen Abschnitt der Zelle beschränkt, während die vegetative Hälfte nicht mehr in Zellen zerlegt wird. Aus der totalen ist so eine unvollständige oder partielle Teilung hervorgegangen. Beide extremen Formen sind in der Natur durch Uebergänge miteinander verbunden.

Wer sich etwas eingehender mit dem Studium des Furchungsprozesses und der über ihn handelnden Literatur beschäftigt hat, weiß, daß sich nicht selten Ausnahmen von den oben besprochenen Regeln auffinden lassen. Es braucht hier nur an die Bildung der Polzellen, über welche im Kapitel XI noch gehandelt werden wird, hingewiesen zu werden. Nach den oben aufgestellten Prinzipien ist es absolut unverständlich, aus welchen Ursachen die Polspindel nach Auflösung des Keimbläschens zum animalen Pol hinaufwandert, bis sie mit ihrer Spitze die Oberfläche berührt, warum sie in radiärer Richtung sich einstellt und zwei Teilprodukte liefert, von denen das eine nur eine winzige Menge von Protoplasma besitzt. Und so finden sich noch manche andere, wenn auch weniger auffällige Ausnahmen, die sich besonders in einer Abhandlung von JENNINGS (VIII 1896) zusammengestellt finden; z. B. können sich zylindrische oder prismatische Zellen des Cambiums, wie BERTHOLD (V 1886) hervorhebt, ihrer Länge nach teilen. Solche Ausnahmen beweisen aber nichts gegen die Richtigkeit der oben gegebenen Regeln, sondern zeigen uns nur wieder, was ich stets und überall zur Geltung zu bringen bemüht bin, daß die Lebensprozesse von sehr vielen Faktoren beherrscht werden und daher in ihrem Verlaufe oft unberechenbar sind.

Mit Recht bemerkt RICHARD HERTWIG (VIII 1903, p. 574): „Der Grundgedanke des von einigen Seiten angegriffenen Satzes: daß sich die Pole der Spindel in die Richtung der größten Protoplasmamassen ein-

stellen, ist durchaus zutreffend. Nur muß man berücksichtigen, daß er sich auf äußerst komplizierte Lebensvorgänge bezieht. Bei solchen kann man nicht erwarten, daß die ihnen zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit stets in genau den gleichen Erscheinungsformen zum Ausdruck kommt. Welche Anordnungen ein nach dem HERTWIGschen Prinzip wirkender Teilungsapparat herbeiführen wird, beruht auf dem Ineinandergreifen zahlreicher Einzelprozesse und muß daher notwendigerweise mannigfachen Variationen unterliegen, je nachdem die Wirkungsweise der einzelnen Faktoren in ihrer Intensität abgestuft ist." Von manchen Forschern (LILLIE, JENNINGS und WILSON) wird auch der teleologische Gesichtspunkt geltend gemacht, daß die Art der Zellteilung durch die spätere Verwendung der Zellen mitbestimmt werde. WILSON (I 1900, p. 377) erblickt hierin die Andeutung eines „tiefer liegenden Wachstumsgesetzes, das die ganze Bildung des Körpers berührt". „We cannot comprehend the forms of cleavage without reference to the endresult; and thus these phenomena acquire a certain teleological character so happily expressed of LILLIE."

Behufs richtiger Beurteilung der Verhältnisse ist endlich auch zu beachten, daß die Lage der Teilflächen, wie sie unmittelbar bei der Durchschneidung der Mutterzellen entsteht, sehr häufig noch infolge nachträglich sich einstellender Verschiebungen verändert wird. Da die Zellen sehr weich und wasserreich sind, so unterliegen sie in ihrer Anordnung den von PLATEAU ermittelten Gesetzen über schaumige Substanzen. In solchen aber ordnen sich die einzelnen Scheidewände, durch welche die Blasen oder „Zellen" des Schaumes gegenseitig abgegrenzt werden, nach dem Prinzip der kleinsten Flächen, d. h. so an, daß bei dem gegebenen Volumen der einzelnen Blasen die Summe aller Oberflächen ein Minimum wird. „Hierbei treffen längs einer gemeinsamen Kante nie mehr als drei Lamellen zusammen unter gleichen Winkeln von 170° und in einem Punkt nur vier Lamellen." Unter Zugrundelegung dieses Prinzips lassen sich die Brechungen und Verschiebungen erklären, welche die Berührungsflächen von Tochterzellen erfahren, die aus einer gemeinsamen Mutterzelle hervorgegangen sind, wie man besonders schön an den Furchungszellen tierischer Eier beobachten kann. Aber auch im Pflanzengewebe treten dieselben ein, solange die jungen Zellulosewände noch dünn, weich und biegsam sind. Daher wird der Botaniker in allen Geweben, die nicht mehr in Teilung begriffen sind, vergeblich nach rechtwinklig sich schneidenden Zellwänden suchen. „Endlich wölbt sich im Zellgewebe, wie im Seifenschaum, die Trennungsmembran derjenigen Zelle zu, welche die größere ist."

2. Uebersicht der Arten der Zellteilung.

Ueberblicken wir nun die verschiedenen Arten der Zellteilung, so lassen sich dieselben in folgendes Schema bringen, welches ich der Einzelbesprechung zugrunde lege:

I. Typus. Die totale Teilung:
 a) äquale,
 b) inäquale,
 c) Knospung.
II. Die partielle Teilung.
III. Die Vielzellbildung.

Digitized by Google

Die lehrreichsten Beispiele für die verschiedenen Teilungsarten bieten hauptsächlich die tierischen Eizellen, weil bei ihnen die Teilungen sich rasch aufeinanderfolgen und infolgedessen am klarsten die gesetzmäßigen Beziehungen zueinander erkennen lassen.

Ia. Die äquale Teilung.

Bei der äqualen Teilung zerfällt das Ei, wenn es, wie gewöhnlich, die Form einer Kugel besitzt, zuerst in zwei Halbkugeln; bei der darauffolgenden zweiten Teilung muß sich die Kernspindel nach der oben auseinandergesetzten Regel parallel zur Grundfläche der Halbkugel einstellen, so daß diese sich jetzt in zwei Quadranten teilt. Hierauf muß die Spindelachse mit der Längsachse jedes Quadranten zusammenfallen, wodurch eine Zerlegung in je zwei Oktanten herbeigeführt wird. Infolgedessen ist während des zweiten und dritten Furchungsstadiums die Lage, welche die zweite und dritte Furchungsebene zueinander und zur ersten Teilebene einhalten, eine streng gesetzmäßige. Es halbiert nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sich diese schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die ersten beiden Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen.

Fig. 220.

Fig. 221.

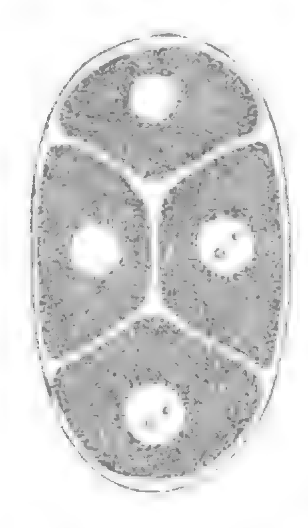


Fig. 220. **Viergeteiltes Ei von Sagitta, vom animalen Pol aus gesehen.** 160mal vergr. HERTWIG, Taf. V, Fig. 5.

Fig. 221. **Viergeteiltes Ei von Ascaris nigrovenosa.** Nach AUERBACH, Taf. IV, Fig. 19.

Schon nach der zweiten Furchung lassen sich in vielen Fällen die oben auf das PLATEAUsche Gesetz zurückgeführten Verschiebungen der vier Teilstücke aneinander beobachten, welche zur Folge haben, daß die von der zweiten Teilung herrührenden Furchen sich nicht mehr an den Polen in einem Punkte schneiden, sondern in geringer Entfernung vom Pol auf die erst gebildete Meridionalfurche treffen (Fig. 220). Es entsteht so eine bald kürzere, bald längere Querlinie, welche als Brechungslinie bezeichnet wird. Besonders schön ausgebildet habe ich (O. HERTWIG, IX 1880) eine solche bei den Eiern von Sagitta (Fig. 220) beobachtet: Kurze Zeit nach Beendigung der zweiten Furchung des Sagitteneies haben sich die vier Zellen so angeordnet (Fig. 220), daß nur zwei von ihnen sich am animalen Pol in einer kurzen queren Furche, der animalen Brechungslinie, treffen; an die beiden Enden derselben stoßen die beiden anderen Zellen, welche von der Berührung mit dem Pole ausgeschlossen sind, mit zugespitzten Enden an. Ganz

Digitized by Google

dieselben Verhältnisse wiederholen sich am vegetativen Pol; nur treffen sich hier die beiden Zellen, welche den animalen Pol nicht erreichen, in einer vegetativen Brechungslinie, und diese ist dann stets so orientiert, daß sie die entgegengesetzte Brechungslinie, wenn wir beide auf dieselbe Ebene projizieren, unter rechtem Winkel kreuzt. Die durch Vierteilung entstandenen vier Zellen sind also keine regelmäßigen Viertel einer Kugel; an jeder können wir ein stumpfes und ein spitzes, den Polen des Eies zugewandtes Ende unterscheiden. Je zwei aus einer Halbkugel abstammenden Zellen sind dann in der Weise gruppiert, daß sie mit ihren stumpfen oder spitzen Enden nach entgegengesetzten Richtungen schauen.

Eine ähnliche Anordnung der vier ersten Furchungszellen ist an anderen Objekten, so von Rabl (IX 1879) an den Eiern von Planorbis, von Rauber (IX 1883) an Froscheiern beschrieben und von diesem ausführlicher erörtert worden. Auch bei oval geformten Eiern, bei denen die erste Teilungsebene nach unserer Regel quer zur Längsachse orientiert ist, finden während der zweiten Furchung, die senkrecht auf die erste erfolgt, bedeutende Verschiebungen statt, und kommen dadurch wieder deutlich ausgeprägte Brechungslinien zustande, wie die Fig. 221 von Ascaris nigrovenosa ohne weitere Erklärung lehrt.

Ib. Die inäquale Teilung.

Von der äqualen läßt sich leicht die inäquale Teilung ableiten. Gewöhnlich ist sie dadurch bedingt, daß in der Zelle Protoplasma und Dottermaterialien in ungleicher Weise verteilt sind. Als Beispiel diene das polar differenzierte Froschei. In ihm liegt der Kern, wie schon

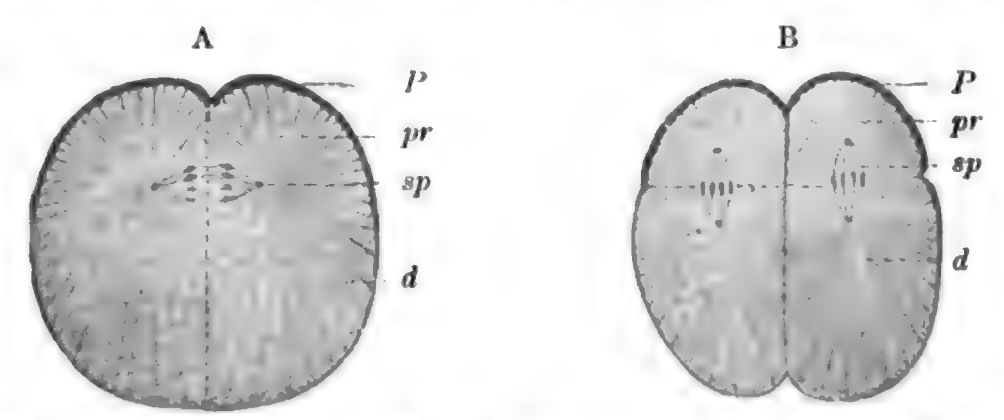


Fig. 222. **Schema der Teilung des Froscheies.** O. Hertwig, Entwicklungsgeschichte. A erstes Teilungsstadium. B drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in acht Stücke zu zerfallen. *P* pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol, *pr* protoplasmareicher, *d* deutoplasmareicher Teil des Eies, *sp* Kernspindel.

gezeigt wurde, in der nach oben gekehrten, animalen Hälfte der Kugel (p. 242). Wenn er sich hier zur Teilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jeden beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäßigen Verteilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einflusse des protoplasmareicheren, pigmentierten Teils des Eies, welcher wie eine Kalotte dem mehr deutoplasmahaltigen Teil aufliegt und wegen seiner geringeren spezifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist (Fig. 222 A). In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen;

Digitized by Google

mithin muß die Teilungsebene sich in vertikaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil er mehr unter dem Einfluß der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Teilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet erst geraume Zeit später nach dem vegetativen Pole zu durch.

Die durch den ersten Teilungsakt entstandenen zwei Halbkugeln sind aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und aus einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt. Dadurch wird erstens wieder die Lage und zweitens die Achse des Kerns, wenn er in die zweite Teilung eintritt, fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der früher aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; die Achse der Spindel muß sich hier parallel zur Längsachse des Quadranten einstellen, muß also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Teilungsebene ist daher, wie die erste, lotrecht und schneidet sie rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten, die durch vertikale Teilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren

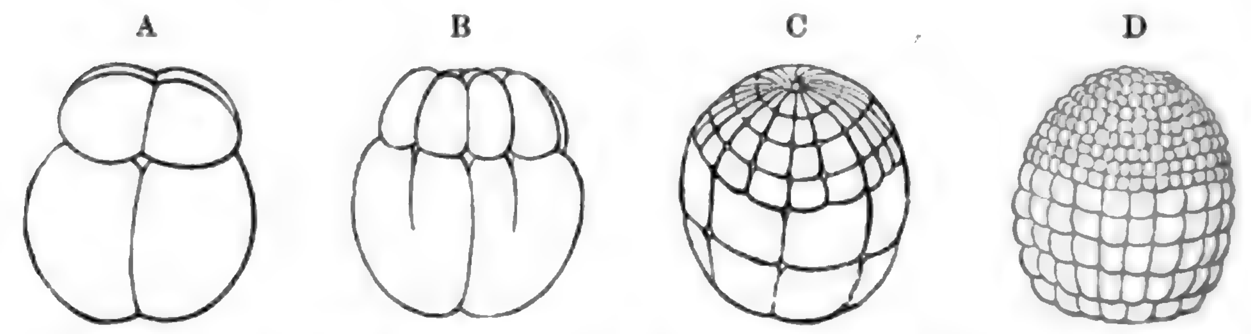


Fig. 223. **Furchungsstadien von Petromyzon.** Aus HATSCHEK, Fig. 72. A und B nach SCHIPLEY, C und D nach SCHULTZE.

leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich furchenden Ei sahen wir, daß auf dem dritten Teilungsstadium die Achsen der Kernspindeln sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellen. Das ist auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall (Fig. 222 B). Wegen des größeren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte jedes Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in seiner Mitte liegen, sondern muß dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein. Ferner steht sie genau vertikal, da die Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raum fest orientiert sind. Infolgedessen muß jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden (Fig. 223 B), ferner muß sie oberhalb des Aequators der Eikugel mehr oder minder nach dem animalen Pole zu gelegen sein. Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Größe und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als die inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Stücke sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel größer und dotterreicher. Nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und als vegetative Zellen voneinander unterschieden. Den Eiern der Amphibien gleichen im Verlauf ihrer Furchung die Eier der Petromyzonten, denen Fig. 223 als Beispiel entnommen ist.

Der Gegensatz zwischen den vier animalen und den vier vegetativen Zellen kann je nach den Tieren, deren Eier sich nach dem inäqualen Typus furchen, bald außerordentlich groß, bald nur unbedeutend sein,

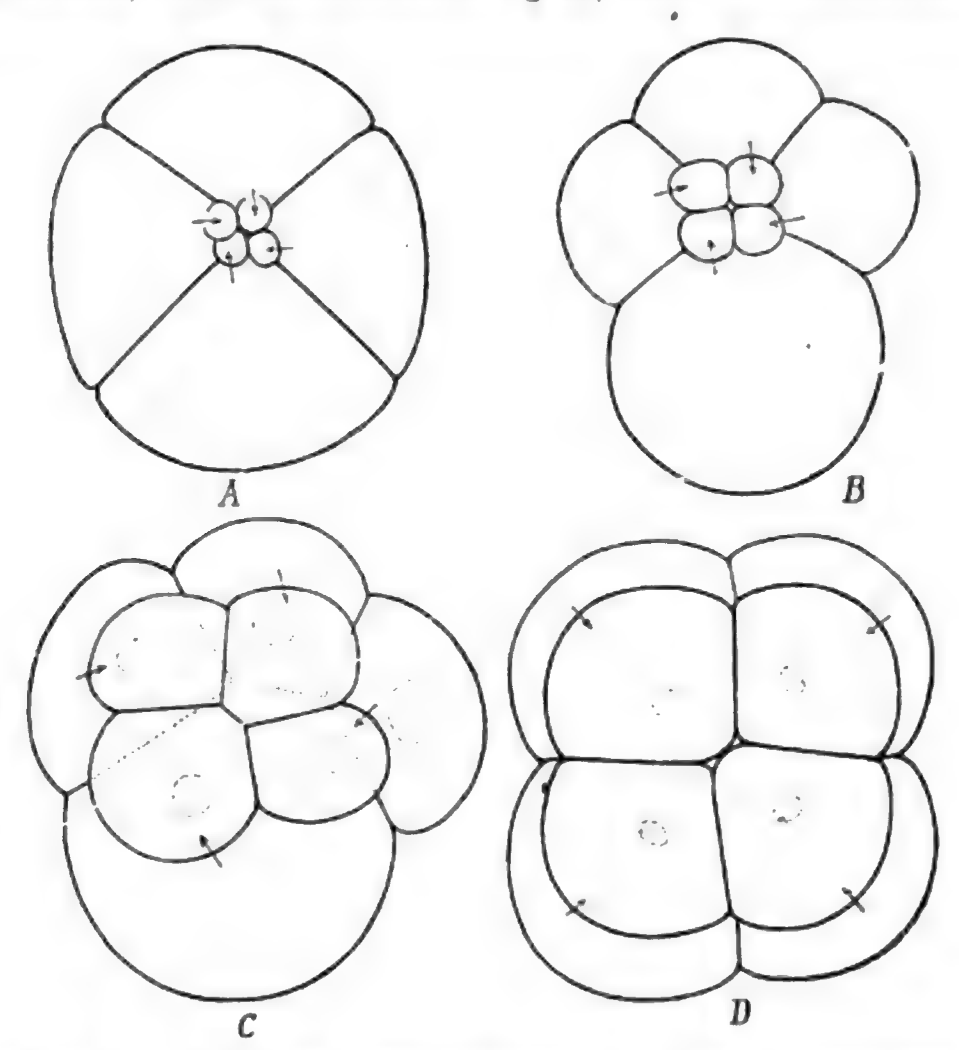


Fig. 224. A, B, C, D **Das Achtzellenstadium von vier verschiedenen Tieren,** welche Abstufungen in der Größe der Teilprodukte des dritten inäqualen Furchungsstadiums zeigen. Nach WILSON. A Ei von Clepsine nach WHITMAN. B Ei des Chätopoden Rhynchelmis nach VEJDOVSKY. C Ei des Lamellibranchiers Unio nach LILLIE. D Ei von Amphioxus.

oder es können in anderen Fällen zwischen den Extremen alle möglichen Uebergänge vorkommen. Zur Illustration dieses Verhältnisses hat WILSON (I 1900) in Fig. 224 A—D vier interessante Beispiele zusammengestellt: 1) ein achtgeteiltes Ei (A) von Clepsine, dessen animale Zellen fast so klein wie Polzellen sind, 2) ein Ei (B) von der Chaetopode Rhynchelmis, 3) von Unio (C), 4) von Amphioxus (D). Die Figuren B, C, D zeigen, wie der Gegensatz zwischen animalen und vegetativen Zellen immer geringfügiger wird.

Auch bei ovalen Eiern kann eine inäquale Furchung vorkommen. So zerfällt bei Fabricia (Fig. 225) das Ei wegen der schon beschriebenen Ansammlung des Dotters an einem Pol (Fig. 225) in eine kleinere, protoplasmareichere und in eine größere, dotterreichere Zelle, die sich im weiteren Verlauf verschieden rasch weiter furchen.

Fig. 225. **Zweigeteiltes Ei von Fabricia.** Nach HAECKEL.

Digitized by Google

Je größer bei der inäqualen Furchung die Zahl der Zellen im weiteren Verlauf der Entwicklung wird (Fig. 223 B, C, D), um so mehr nimmt der Größenunterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen zu; denn die animalen teilen sich, weil sie protoplasmareicher sind, rascher und häufiger, wie gleichfalls schon oben hervorgehoben wurde.

Ic. Knospung.

Von Knospung redet man, wenn das eine Teilprodukt an Größe hinter dem anderen so sehr zurückbleibt, daß es nur als ein kleines Anhängsel an ihm erscheint und kaum zu einer Verminderung seiner Körpermasse führt. Das kleinere Teilprodukt nennt man die Knospe, das andere die Mutterzelle. Bei dieser Vermehrungsweise gibt es zwei Unterarten, je nachdem eine oder mehrere Knospen an der Mutterzelle ihren Ursprung nehmen.

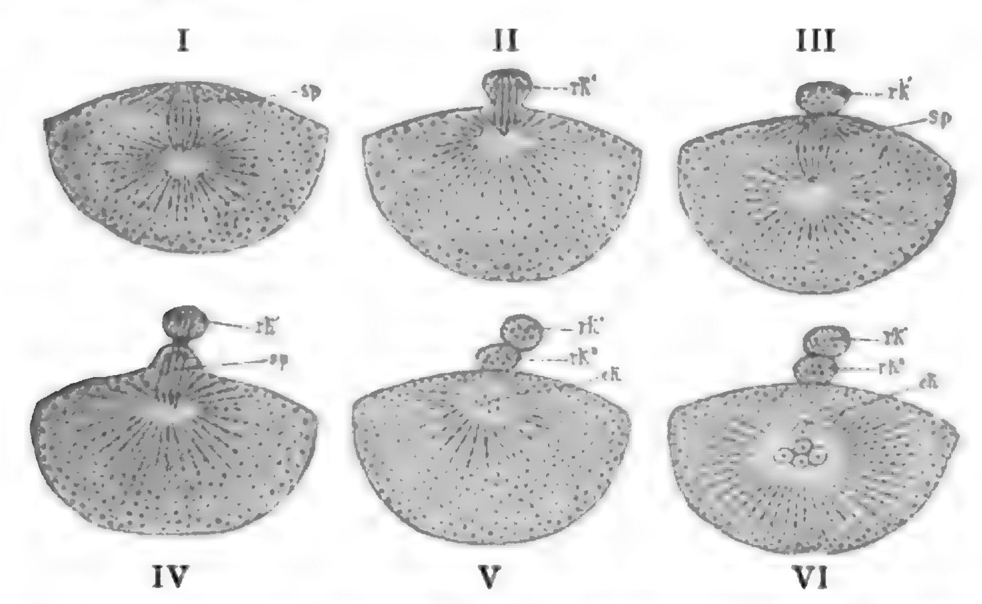


Fig. 226. **Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis.** O. HERTWIG, Entwicklungsgesch. In Fig. I ist die Kernspindel (*sp*) an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel (*rk*¹) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*¹) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle (*rk*²) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. VI.

Im Tierreich spielt der Knospungsprozeß bei der Reife des Eies eine Rolle und führt zur Entstehung der Richtungskörperchen oder Polzellen. Hierunter versteht man 2—3 kleine Kügelchen, welche aus Protoplasma und Kernsubstanz zusammengesetzt sind, daher den Wert von kleinen Zellen besitzen und häufig innerhalb der Dotterhaut dem animalen Pol des Eies aufliegen. Der Hergang beim Knospungsprozeß ist folgender: Währenddem sich das Keimbläschen auflöst, entsteht aus Bestandteilen seines Inhaltes eine typische Kernspindel mit zwei Polstrahlungen an ihren Enden. Die Spindel verändert ihre Lage im Dotter (Fig. 226 I) und rückt allmählich nach dem animalen Pol empor, bis sie mit ihrer einen Spitze an der Oberfläche anstößt. Hier angelangt, stellt sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius ein. Bald beginnt die Knospung: an der Stelle, wo der eine Pol

Digitized by Google

der Kernfigur die Oberfläche berührt, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 226 II). Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel als eine sehr kleine Zelle vom Dotter ab (Fig. 226 III). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal (Fig. 226 IV—VI), nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor eingetreten zu sein, wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat. Auf die feineren Einzelheiten des Vorgangs, welche die Kernspindel betreffen, wird noch im XI. Kapitel genauer eingegangen werden.

Knospungsprozesse kommen bei einigen Abteilungen einzelliger Organismen häufiger vor; aus ihrem Kreis entnehme ich ein zweites Beispiel, die von R. Hertwig (VIII 1875) untersuchte Knospung der Podophrya gemmipara, einer marinen Acinete, welche mit ihrem hinteren Körperende vermittels eines Stiels an anderen Gegenständen festsitzt. Am freien Körperende, welches Fangfäden und Saugröhren trägt, bilden sich nicht selten 8—12 Knospen aus, welche zu einem nur das Zentrum der freien Fläche freilassenden Kranz angeordnet sind. Der Kern ist hierbei in eigentümlicher Weise beteiligt. Er bildet, wie bei vielen Infusorien, solange die Podophrya noch jung und noch nicht in den Knospungsprozeß eingetreten ist, die Form eines langen, hufeisenförmig gewundenen Bandes (Fig. 227 *b*). Später wachsen aus ihm zahlreiche Fortsätze in vertikaler Richtung nach der freien Seite des Körpers hervor; sie schwellen mit ihren Enden bald kolbig an, während ihre Verbindung mit dem Hauptteil des Kerns sich meist zu einem feinen Faden verdünnt. Ueberall, wo die kolbigen Kernenden an die freie Fläche herantreten, bilden sich kleine Hügel, welche die Kernenden, wenn sie noch weiter vorwachsen, in sich aufnehmen, je ein Hügel ein kolbiges Kernende. Die ganze Knospe vergrößert sich hierauf noch weiter und schnürt sich am Ursprung vom Mutterorganismus etwas ein. Der in sie hineingewachsene Kernteil nimmt die Form eines Hufeisens an und löst sich dann von dem feinen Verbindungsfaden ab, durch den er mit dem mütterlichen Kern zusammenhing. Die Knospen sind jetzt reif und bewegen sich nach ihrer Abtrennung vom Mutterorganismus eine Zeitlang im Meerwasser als Schwärmer fort.

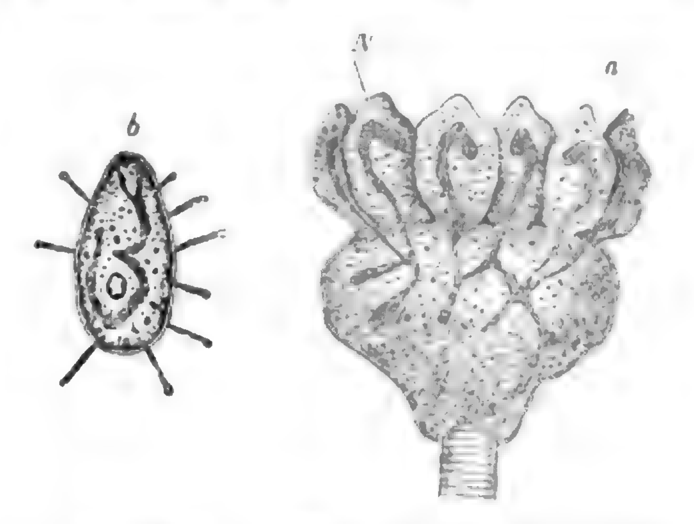


Fig. 227. **Zellknospung. Podophrya gemmipara mit Knospen.** R. Hertwig, Zoologie. *a* Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

II. Partielle Teilung.

Die partielle Teilung kommt, von einigen Protozoen (Noctiluca) abgesehen, nur bei Eizellen vor; sie läßt sich von der inäqualen ableiten und bildet sich überall da aus, wo der Gehalt an Deutoplasma sehr groß geworden ist und ein Teil des Protoplasma sich von ihm

Digitized by Google

schärfer abgesondert und als Scheibe am animalen Pol angesammelt hat (Fig. 213). Bei den Wirbeltieren machen die Eier der Fische, Reptilien und Vögel (Fig. 228—230), bei den Wirbellosen die Eier der Cephalopoden (Fig. 231) eine partielle Furchung durch. Der in der Mitte der

Fig. 228.

Fig. 229.

Fig. 228. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 4 Segmenten.** Nach KÖLLIKER.

Fig. 229. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 11 Segmenten.** Nach KÖLLIKER.

Keimscheibe gelegene Kern muß, wenn er sich zur Spindel umwandelt, eine horizontale Lage einnehmen. Die erste Teilebene entsteht daher in vertikaler Richtung und tritt zuerst, wie beim inäqual sich furchenden Ei (Fig. 222 A), am animalen Pol in der Mitte der Scheibe auf (Fig. 231). Während sie aber dort (Fig. 222 B) allmählich in die Tiefe dringt und bis zum vegetativen Pol durchschneidet, zerlegt sie hier nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche wie zwei Knospen mit breiter Basis der ungeteilten Dottermasse (Fig. 231), aufsitzen und durch sie noch untereinander verbunden sind. Bald darauf erscheint eine zweite, vertikale Furche, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzt und gleichfalls auf die Keimscheibe beschränkt bleibt, die nun in vier Segmente zerlegt ist (Fig. 228 und 231). Auch hier bildet sich eine Brechungslinie aus.

Fig. 230. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten.** Nach KÖLLIKER.

Jedes der vier Segmente wird dann wiederum von einer radialen Furche halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Zentrum mit spitzen Enden zusammenstoßen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem dieser Segmente wird die Spitze durch eine quere oder dem Aequator der Ei-

Digitized by Google

kugel parallel gerichtete Furche abgetrennt, wodurch zentral gelegene, kleinere, jetzt allseitig vom Dotter isolierte und größere, mit dem Dotter noch zusammenhängende, periphere Teilstücke entstehen (Fig. 229). Indem von nun an radiale und dem Aequator parallele Furchen alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, daß die kleineren im Zentrum der Scheibe, die größeren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 230 und 231). Manche von den Segmenten, die mit dem Dotter verbunden sind, werden sich dabei in der Weise abschnüren, daß die Kernspindel sich in schräger oder vertikaler Richtung einstellt, was zur Folge hat, daß bei der Teilung der eine Tochterkern in die Dottermasse zu liegen kommt. Auf diese Weise entstehen bei der partiellen Furchung die viel besprochenen Dotterkerne, welche in größerer Anzahl namentlich an der Peripherie der abgefurchten Keimscheibe in die oberflächlichsten Dotterschichten eingebettet sind. Vergleiche auch die interessanten Beobachtungen von Rückert (XI 1892) und Oppel (XI 1892), aus denen hervorgeht, daß bei Selachiern und Reptilien Dotterkerne infolge von Ueberfruchtung ihren Ursprung nehmen.

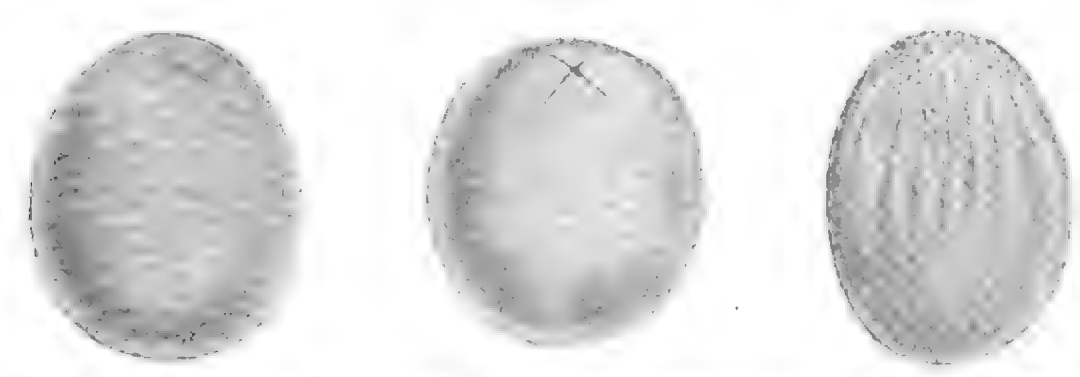


Fig. 231. **Discoidale Furchung des Cephalopodeneies.** Nach Watase, aus R. Hertwig.

III. Die Vielzellbildung.

Das Eigentümliche der Vielzellbildung besteht darin, daß sich der Kern in einer Zelle mehrfach hintereinander teilt, während der Protoplasmakörper längere Zeit ungeteilt bleibt, ja nicht einmal die Neigung zu einer partiellen Zerlegung zeigt. Durch öfters sich wiederholende Zweiteilung kann die Anzahl der Kerne in dem einheitlichen Protoplasmakörper sich allmählich auf mehrere Hunderte belaufen. Diese ordnen sich dann in regelmäßigen Abständen voneinander an. Endlich tritt eine Zeit ein, in welcher die vielkernige Mutterzelle auf einmal oder mehr allmählich in so viele Tochterzellen zerfällt, als sie Kerne einschließt.

Vielzellbildung kommt bei Tieren und Pflanzen, namentlich bei der Entwicklung der Geschlechtsprodukte, häufiger vor. Zur Veranschaulichung wähle ich drei Beispiele: die superfizielle Furchung der zentrolecithalen Eier von Arthropoden, die Bildung des Endosperms in dem Embryosack der Samenknospen von Phanerogamen und die Sporenbildung in den Sporangien der Saprolegnien.

Bei den Eiern der Arthropoden ist gewöhnlich die Dottermasse im Zentrum des Eies angesammelt und von einer dünnen Rindenschicht von Protoplasma umgeben. Sie werden daher als zentrolecithale Eier oder Eier mit mittelständigem Dotter den teloleci-

Digitized by Google

thalen Eiern oder den Eiern mit polständigem Dotter gegenübergestellt (BALFOUR VIII 1881). Der Furchungskern findet sich gewöhnlich von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Nahrungsdotters; hier teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne daß eine Teilung der Eizelle auf dem Fuße folgt. Die Tochterkerne (Fig. 232 A) teilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne usw., während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt. Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum größten Teil allmählich an die Oberfläche empor (Fig. 232 B) und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäßigen Abständen voneinander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch am Ei der Furchungsprozeß, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt oder erst sehr viel später abgefurcht wird. Dieses tritt ein, wenn er, wie bei den Insekten, einige Dotterkerne oder Merocyten einschließt (Fig. 232 C).

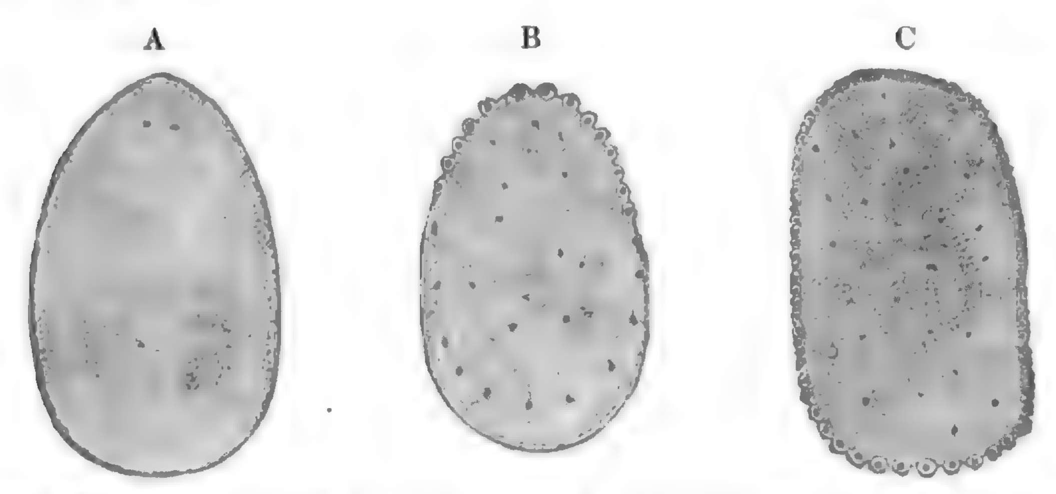


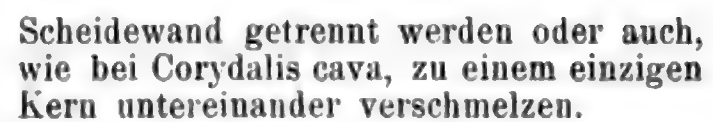
Fig. 232. **Superfizielle Furchung des Insekteneies (Pieris crataegi).** Nach BOBRETZKI, aus R. HERTWIG. A Teilung des Furchungskerns. B Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). C Bildung der Keimhaut.

Der Embryosack der Phanerogamen wird von einem protoplasmatischen Wandbelag ausgekleidet, der auf einem gewissen Entwicklungsstadium viele hundert regelmäßig verteilte Kerne einschließt, die man früher durch freie Kernbildung wie die Kristalle aus einer Mutterlauge entstehen ließ. Wir wissen jetzt, daß sie von einem Mutterkern durch oftmals wiederholte Zweiteilung, wie im Ei der Arthropoden, abstammen. Die Teilungen spielen sich in einem Bezirk des Embryosackes ziemlich gleichzeitig ab. Hat es daher bei Anfertigung eines Präparates der Zufall glücklich gefügt, so kann man auf kleinem Raum gleich Hunderte von Teilungsstadien (Fig. 233) vor Augen haben.

Wenn Kerne in genügend großer Anzahl entstanden sind, so tritt ein Stadium ein, in welchem es zur Zellbildung im Wandbelag kommt (Fig. 234). Zwischen den in regelmäßigen Abständen verteilten Kernen differenziert sich das Protoplasma in radiäre Fäden. Es bilden sich nach allen Richtungen Verbindungsfäden aus, die sich in ihrer Mitte verdicken und eine Zellplatte erzeugen. In den Zellplatten entstehen in der früher geschilderten Weise (p. 203) zarte Zellulosewände, durch welche um je einen Kern ein Teil des protoplasmatischen Wandbelags zur Zelle abgekapselt wird. Zuweilen sind in einer Zelle zwei Kerne eingeschlossen, die dann entweder noch nachträglich durch eine

Digitized by Google

Fig. 233.



Scheidewand getrennt werden oder auch, wie bei Corydalis cava, zu einem einzigen Kern untereinander verschmelzen.

Das Sporangium der Saprolegnien ist anfangs eine lange, von Protoplasma erfüllte Zelle. In ihr werden zunächst die Kerne durch Zweiteilung, die meist gleichzeitig eintritt, beträchtlich vermehrt. Später verteilen sie sich regelmäßig im Zellraum. Um jeden Kern sondert sich die angrenzende Protoplasmapartie zu einem kleinen Klümpchen, welches sich auf seiner Oberfläche mit einer festen, glänzenden Hülle umgibt; und so zerfällt der Zellinhalt gleichzeitig in so viele einzelne Sporen, als kleine Kerne vorher vorhanden waren. Dieselben werden später durch Platzen der Membran der Mutterzelle (des Sporangiums) nach außen entleert.

Die früher erwähnte Schwärmerbildung der Radiolarien (p. 230) ist auch als ein besonderer Fall der Vielzellbildung zu betrachten.

Fig. 234.

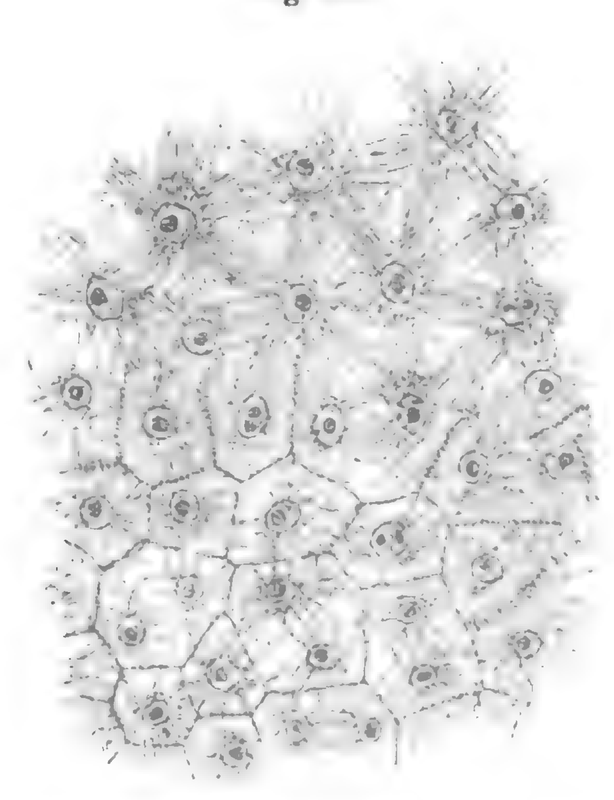


Fig. 233. **Fritillaria imperialis**. Protoplasmatischer Wandbelag aus dem Embryosack. Ein Streifen, alle Phasen der Kernteilung zeigend. Vergr. 90. Nach STRASBURGER.

Fig. 234. **Reseda odorata**. Protoplasmatischer Wandbelag des Embryosackes zu Beginn der freien Zellbildung. Vergr. 240. Nach STRASBURGER.

Digitized by Google

3. Experimentelle Abänderung der Zellteilung.

Wenn schon der Verlauf des Furchungsprozesses je nach der Form und Differenzierung des Eies ein sehr verschiedenes Aussehen bei den einzelnen Tierarten darbietet, so läßt sich eine noch größere Mannigfaltigkeit durch künstliche Beeinflussung auch an den Eiern ein und derselben Tierart herbeiführen. Durch Druck und Zug kann man die Form der Eier verändern und dadurch nach den oben auseinandergesetzten Regeln die Kernspindel zwingen, eine andere Lage, als sie der Norm entsprechen würde, einzunehmen. Infolgedessen müssen dann auch Lage und Richtung der Teilebenen anormale werden.

Besonders geeignete Objekte für derartige Experimente sind die Eier von Echinodermen und Amphibien (Frosch). Wenn ein befruchtetes Seeigelei zwischen Objektträger und Deckgläschen durch vorsichtiges Absaugen von Meerwasser zu einer Scheibe abgeplattet wird, so stellt sich die erste Kernspindel parallel zu den komprimierenden Platten ein; die erste Teilebene verläuft daher senkrecht zur Druckfläche, ebenso die zweite, welche die erste unter rechtem Winkel schneidet und dann durch Verlagerung der 4 Embryonalzellen unter Auftreten einer Brechungsfurche eine Verschiebung erfährt. Wenn die Kompression der Eikugel so stark gewesen ist, daß auf dem Vierteilungsstadium der längste Durchmesser jeder Zelle parallel zur komprimierenden Platte liegt, so stellt sich die Kernspindel anstatt vertikal, wie es der Norm entsprechen würde, wieder in horizontaler Richtung ein (Fig. 235 A); also tritt auch beim dritten Teilungszyklus abermals eine vertikale Teilebene auf (Fig. 235 B). Und das gleiche ist auch bei den folgenden Teilungen der Fall, wenn das in 8 oder 16 Zellen zerlegte Ei mit Vorsicht noch weiter abgeplattet und dadurch erreicht wird, daß jedesmal die neugebildeten Embryonalzellen ihren längsten Durchmesser parallel zu den komprimierenden Platten haben (Fig. 236 A und B). Teilungsebenen in horizontaler Richtung treten in den zahlreicher gewordenen Zellen erst von dem Moment an auf, wo ihr längster Durchmesser dem Zwischenraum der komprimierenden Platten entspricht. In Fig. 236 C, einem Stadium von 32 Zellen, die sich abermals zur Teilung anschicken, ist dies bei einigen Zellen, welche mit einem Kreuz bezeichnet sind, eingetreten. Sie sind kleiner als die Nachbarzellen und enthalten Spindeln, welche senkrecht gestellt sind, während sie sonst wieder horizontal liegen (Pflüger, Roux, Driesch, Hertwig, Ziegler etc.). Man kann in dieser Weise ein Ei zwingen, eine einfache Lage nebeneinander geordneter Zellen beim Furchungsprozeß zu liefern. Eine Grenze ist dem Verfahren nur dadurch gesetzt, daß das Zellenmaterial allmählich in verschiedener Weise geschädigt wird, wie durch die mechanischen Insulte, durch die beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche der wachsenden Zellmasse, durch die ungünstige Lage der zentralen Zellen für die Sauerstoffzufuhr etc.

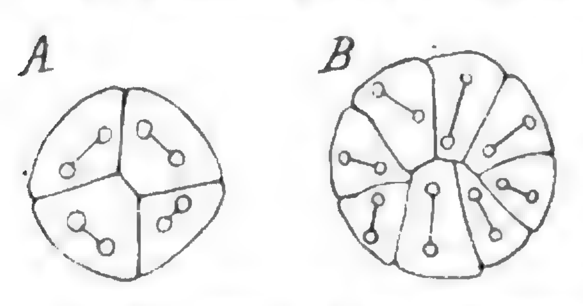


Fig. 235. **Eier von Echinus unter Pressung.** A in dem vierzelligen, B in dem achtzelligen Stadium. Nach Driesch.

Von besonderem Interesse sind die Kompressionsversuche an Froscheiern, weil bei ihnen außer der veränderten äußeren Form auch die

Digitized

Verteilung der verschiedenen Dottersubstanzen für den Ablauf des Furchungsprozesses in Betracht kommt. Das Resultat fällt nämlich infolge der polaren Differenzierung verschieden aus, je nachdem die Eier nach der Befruchtung entweder zwischen parallelen, horizontal gelagerten

Fig. 236. **Befruchtetes Ei von Echinus microtuberculatus im Durchströmungskompressorium gepreßt.** Aus Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft 1894, p. 135. A Stadium von 16 Zellen. B durch Teilung der 16 Zellen durch vertikale Teilebenen sind 32 in einer Ebene nebeneinander liegende Zellen entstanden. C die Teilung in 64 Zellen erfolgt in den meisten Fällen noch durch vertikale Teilebenen, was durch horizontale Striche (Richtung der Spindelachse) angegeben ist. In den mit einem Kreuz (+) bezeichneten Zellen steht die Spindelachse vertikal oder schräg, so daß die Teilebene in mehr oder minder horizontaler Richtung erfolgt. Nach Ziegler.

oder zwischen vertikal gestellten Glasplatten zu einer Scheibe zusammengepreßt werden. Im ersten Falle sind sie dorsoventral, d. h. in der Richtung vom animalen zu dem vegetativen Pol, im zweiten Fall senkrecht zu dieser Richtung, also seitlich abgeplattet, und dementsprechend nimmt auch die animale und vegetative Substanz eine verschiedene Form an, worüber die beiden Schemata (Fig. 237 A und B) Auskunft geben. Dadurch wird ein durchaus abweichender Verlauf des Furchungsprozesses hervorgerufen.

Fig. 237.

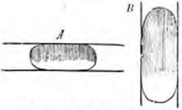


Fig. 238.

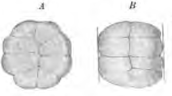


Fig. 237. **Zwei Schemata gepreßter Froscheier** nach Morgan aus Korschelt und Heider. A Seitenansicht des zwischen horizontalen Platten gepreßten Eies. Die dunklere animale Eihälfte ist durch Schraffierung angedeutet. B Seitenansicht des zwischen vertikalen Platten gepreßten Eies.

Fig. 238. **Eier von Rana temporaria** auf dem dritten Furchungsstadium vom animalen Pol aus gesehen. A zwischen horizontal gestellten Glasplatten gepreßt. B in ein horizontal gestelltes enges Rohr gesaugt. Nach O. Hertwig.

Bei dorsoventraler Pressung (Fig. 237 A) entsteht ein Furchungstypus, der mit der Furchung meroblastischer Eier große Aehnlichkeit aufweist. Die dritte Ebene (Fig. 238 A) wird nämlich keine äquatoriale

Digitized by Google

und horizontale, sondern es entstehen zwei der ersten Meridionalebene parallele Vertikalebenen. Erst auf dem vierten Teilstadium bilden sich horizontale Ebenen aus, wenn die Pressung eine geringe war; bei stärkerer Pressung dagegen verlaufen sie wieder in vertikaler oder in schräger Richtung. Ein ähnliches Bild wie Fig. 238 A liefern Froscheier, die in enge und horizontal gestellte Glasröhrchen eingesaugt worden sind und dadurch eine Zylinder- oder Tonnenform angenommen haben (Fig. 238 B). Hier werden auf den drei ersten Stadien die Teilebenen senkrechte, und zwar schneidet die erste die Achse des Rohres unter rechtem Winkel, die zweite fällt mit seiner Längsachse zusammen; im dritten Stadium entstehen zwei vertikale Ebenen parallel zur ersten. Erst vom vierten Stadium an treten äquatoriale Ebenen auf.

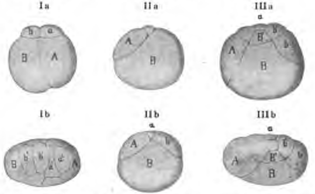


Fig. 239. **Furchung von Froscheiern, welche zwischen senkrecht gestellten Platten gepreßt wurden.** Ia Stadium der Vierteilung in seitlicher Ansicht. Ib Stadium der Achtteilung, vom animalen Pol aus gesehen. IIa und IIb beginnende und beendete Vierteilung bei schräg gestellten Meridionalfurchen in seitlicher Ansicht. IIIa Achtteilung bei schräg gestellter Meridionalfurche in seitlicher Ansicht. IIIb dasselbe Ei vom animalen Pol schräg gesehen. Nach HERTWIG.

Während bei dorsoventraler Pressung (Fig. 237 A) der animale Pol in die Mitte der Scheibe, kommt er bei lateraler Pressung (Fig. 237 B) an ihre Kante zu liegen. Dies hat wegen der vollständig anderen Verteilung der Eisubstanzen auch einen ganz abweichenden Verlauf der Teilung zur Folge. Am prägnantesten findet die Veränderung in dem Auftreten der äquatorialen Ebene ihren Ausdruck. Erscheint diese bei dorsoventraler Pressung erst im vierten oder einem noch späteren Teilstadium, so tritt sie bei lateraler Pressung verfrüht im zweiten Stadium auf und schneidet von den zwei Hälften der Scheibe, welche durch die erste vertikale Ebene entstanden sind, zwei relativ kleine animale Zellen ab (Fig. 239 Ia). Im dritten Zyklus sind die Ebenen wieder vertikal und zugleich parallel zur ersten (Fig. 239 Ib). Häufig wird bei lateraler Pressung beobachtet, daß die erste Ebene nicht genau vertikal ist, sondern mehr oder minder in schräger Richtung abweicht. Es ist dies offenbar eine Folge davon, daß die leichten und die schweren Eisubstanzen noch nicht Zeit gefunden haben, sich genau symmetrisch anzu-

Digitized by Google

ordnen. Die Drehung des ganzen Eies seinem Schwerpunkt gemäß ist ja auch durch die großen Reibungsflächen eine erschwerte. In solchen Fällen beobachtet man einen sehr unregelmäßigen Furchungsverlauf, wie ein solcher in der Fig. 239 (IIa—IIIb) wiedergegeben ist.

Im großen und ganzen liefern diese und ähnliche Experimente eine vollkommene Bestätigung der oben von mir aufgestellten Teilungsregeln.

Das Problem von der Urzeugung der Zelle.

Da die Zelle die einfachste, uns bis jetzt bekannte Form des Lebens ist, läßt sich an die vorausgegangenen Kapitel, welche von der Vermehrung der Zelle handelten, wohl am besten die allgemeine Frage anknüpfen: Wie stellt sich die Naturforschung zu dem vielerörterten Problem von der ersten Entstehung des Lebens auf unserer Erde und überhaupt zu der Lehre von der Urzeugung? Mit dem Problem hat sich die Menschheit von dem frühesten Altertum an beschäftigt und Antworten auf dasselbe zu verschiedenen Zeiten gegeben, welche eine etwas besser unterrichtete und aufgeklärtere Folgezeit jedesmal als irrtümlich und unwissenschaftlich hat zurückweisen müssen. Die Geschichte der Urzeugung ist nicht ohne tieferes Interesse.

Im klassischen Altertum trug selbst ein so großer Forscher und Philosoph wie Aristoteles kein Bedenken, selbst hochorganisierte Tiere, wie Fische und Amphibien, aus dem Schlamm von Gewässern, oder Insekten aus faulenden Substanzen sich bilden zu lassen.

Noch im 17. Jahrhundert waren derartige, auf ungeschulter Naturbeobachtung beruhende Lehren weitverbreitet; es bedurfte, um wenigstens im Kreise der Naturforscher richtigere Vorstellungen aufkommen zu lassen, der genauen Untersuchungen von Swammerdam und der Experimente von Redi u. a., welche zeigten, daß Fische, Amphibien und Insekten in allen angeblichen Fällen von Urzeugung aus Eiern ihren Ursprung nehmen. „Omne vivum ex ovo“ lautete daher der bekannte, für seine Zeit epochemachende Ausspruch von Harvey, welcher das wissenschaftliche Schlußergebnis aus diesen Erfahrungen zog.

Trotzdem haben auf dem Gebiete der Helminthologie viele Forscher, unter ihnen auch der berühmte Naturphilosoph Oken, an dem direkten Ursprung von Organismen aus Stoffen, die in Zersetzung begriffen sind, bis in den Anfang des 19. Jahrhunderts festgehalten; Echinokokken sollten direkt in der Leber, Coenurus im Gehirn, Finnen in den Muskeln, Bandwürmer im Darm durch pathologische und eigentümliche chemische Zersetzungsprozesse von Leber-, Hirn- und Muskelsubstanz entstehen. Auch dieser Irrtum wurde beseitigt. Die bahnbrechenden Untersuchungen und Experimente über die Entwicklung und Lebensweise der Eingeweidewürmer von Siebold, Küchenmeister, Leuckart u. a. lieferten aufs neue eine glänzende Bestätigung des Grundsatzes: „Omne vivum ex ovo“.

Je kleiner und einfacher die Organismen sind, um so leichter können sie als Beweismittel für die Urzeugung benutzt werden. Infusorien und Bakterien bilden daher seit der Zeit, wo durch das Mikroskop diese Welt der kleinsten Lebewesen entdeckt wurde, eine wichtige Rolle in dem Streite der Meinungen. Der englische Naturforscher Needham glaubte durch Experimente beweisen zu können, daß die in Aufgüssen oder bei der Fäulnis organischer Substanzen auftretenden Infusorien aus dem direkten Zerfall pflanzlicher und tierischer Teile entstehen. Seine

Digitized by Google

Meinung wurde auch von BÜFFON und OKEN geteilt und zum Ausgangspunkt von umfassenden Theorien gemacht. Der Abt SPALLANZANI deckte indessen durch bessere Experimente, als sie NEEDHAM angestellt hatte, schon 1777 auch diesen Irrtum auf. Wenn er die durch Kochen hergestellten organischen Infuse, noch während sie heiß waren, sofort in Gefäße luftdicht verschloß, blieb die Nährlösung, in der unter gewöhnlichen Umständen bald Infusorien aufgetreten sein würden, vollkommen frei von ihnen, auch wenn sie Wochen und viele Monate alt geworden waren. Er zog hieraus den ganz richtigen Schluß, daß die Infusorien sich in den Infusen nicht durch Urzeugung, sondern aus kleinen Keimen bilden, die aus der Luft in sie hinein geraten.

Aber noch einmal wiederholte sich der Streit über die Urzeugung bei der Frage nach der Entstehung der Bakterien in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. POUCHET versuchte zu beweisen, daß die Bakterien in geeigneten Nährlösungen und unter günstigen Bedingungen künstlich aus lebloser Substanz erzeugt werden können. PASTEUR tat durch Gegenexperimente dar, daß auch für die Entstehung von Bakterien in Nährlösungen schon ihre Keime vorhanden sein müssen, und daß man durch geeignetes Verfahren jede Nährlösung steril machen und steril erhalten kann, wenn der Zutritt von Keimen aus der Luft verhindert wird. Dank der verbesserten vorzüglichen Untersuchungsmethoden von KOCH zweifelt jetzt kein Biologe mehr daran, daß die Bakterien ebensowenig wie die Infusorien als Beweismittel für die Urzeugung dienen können.

Endlich sei noch ein letzter Versuch erwähnt, die Kluft zwischen Organismen und lebloser Welt zu überbrücken. HAECKEL glaubte, daß dies durch Lebewesen geschehe, welchen er den Namen Moneren gegeben und als vollkommen homogene strukturlose Protoplasmaklümpchen, als „Organismen ohne Organe", beschrieben hat. Er hielt es für leicht möglich, daß ein solches einfaches Lebewesen aus einer Eiweißlösung direkt entstehe, wie ein Kristall aus einer Mutterlauge. Die Möglichkeit der Urzeugung auf diesem Wege schien noch näher gerückt, als man bei Gelegenheit der Challengerexpedition in den Schlammproben, die aus den größten Meerestiefen heraufgehoben wurden, in großer Menge Protoplasmamassen gefunden zu haben glaubte, die als ein Netzwerk den Boden überziehen. HUXLEY hat ihnen den Namen Bathybius Haeckelii gegeben. Die schon von OKEN aufgestellte Hypothese vom Urschleim, der im Meere gebildet werde, schien hier eine Bestätigung gefunden zu haben.

Allein auch die Möglichkeit, auf diesem Wege die Frage nach der Urzeugung ihrer Lösung näher zu führen, hat sich als illusorisch erwiesen. Der Organismus Bathybius existiert nicht, wie spätere Untersuchungen ergeben haben. Gipsniederschläge, die in der aus der Tiefe empor geholten Wasserprobe durch Zusatz von Alkohol entstanden waren, sind für Protoplasma gehalten worden. Und was die Moneren betrifft, so sind sie nicht so einfach beschaffen, als HAECKEL glaubte annehmen zu müssen; denn in den meisten der niedersten Organismen, die man früher für einfach und kernlos hielt, sind jetzt kleine Kerne in größerer Anzahl (oder wenigstens Kernsubstanz) nachgewiesen worden. Daß die Moneren in anderer Weise als durch Elternzeugung entstehen können, muß als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden nach den Erfahrungen, die man über die Fortpflanzung der Protisten bisher gemacht hat.

Trotz diesen erfolglosen Bemühungen ist die Annahme einer Urzeugung für den Naturforscher, der auf dem Boden der Entwicklungslehre steht, ein philosophisches Bedürfnis. Denn nicht von Ewigkeit her können Lebewesen auf unserem Planeten existiert haben, da er sich einst vor undenklichen Zeiten nach der Kosmogonie von KANT und LAPLACE in einem feurigflüssigen Zustand befunden hat, wie ihn jetzt noch andere Weltenkörper im Himmelsraum zeigen. Lebewesen können daher, wie HAECKEL mit Recht geltend macht, erst bei der Abkühlung der Erde entstanden sein, als die feste Erdrinde mit Wasser sich bedeckte. Wie das geschehen ist, mag dahingestellt bleiben, aber der Entwicklungstheoriker wird HAECKEL recht geben, wenn er sagt (I 1866, Bd. I, p. 179): „Wir müssen diese Hypothese als die unmittelbare Konsequenz und als die notwendigste Ergänzung der allgemein angenommenen Erdbildungstheorie von KANT und LAPLACE hinstellen, und finden hierzu in der Gesamtheit der Naturerscheinungen eine so zwingende logische Notwendigkeit, daß wir deshalb diese Deduktion, die vielen sehr gewagt erscheinen wird, als unabweisbar bezeichnen müssen."

Einen ähnlichen Standpunkt nimmt NÄGELI (I 1884) ein. In dem Kapitel: „Urzeugung" in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre bemerkt er: „Die Entstehung des Organischen aus dem Unorganischen ist in erster Linie nicht eine Frage der Erfahrung und des Experiments, sondern eine aus dem Gesetze der Erhaltung von Kraft und Stoff folgende Tatsache. Wenn in der materiellen Welt alles in ursächlichem Zusammenhange steht, wenn alle Erscheinungen auf natürlichem Wege vor sich gehen, so müssen auch die Organismen, die aus den nämlichen Stoffen sich aufbauen und schließlich wieder in dieselben Stoffe zerfallen, aus denen die unorganische Natur besteht, in ihren Uranfängen aus unorganischen Verbindungen entspringen. Die Urzeugung leugnen, heißt das Wunder verkünden."

Wer sich indessen auf diesen Standpunkt stellt, sollte nicht vergessen, daß auch die tiefere Erkenntnis, welche wir von den einfacheren Organismen gewonnen haben, und überhaupt unsere bessere Einsicht in das Wesen des Lebensprozesses nicht imstande gewesen sind, die tiefe und breite Kluft zwischen der Organismenwelt und der unorganischen Natur zu überbrücken. Auch bei dem derzeitigen Stande der Naturwissenschaften ist wenig Hoffnung vorhanden, daß es einem Forscher gelingen möchte, ein einfachstes Lebewesen auf künstlichem Wege aus leblosem Material zu erschaffen. Er hat gewiß nicht mehr Aussicht auf Erfolg, als Wagner in Goethes Faust bei seinem Bemühen, einen Homunculus in der Retorte zu brauen.

Diese Kluft erkennt auch NÄGELI ohne Vorbehalt an; er selbst hat die Behauptung aufgestellt und glaubt mit ihr bei den Physiologen allgemeine Zustimmung zu finden, daß von der Bildung des Eiweißmoleküls bis zur Organisation des Moners der Abstand in qualitativer Beziehung nicht geringer, sondern eher größer ist, als zwischen dem Moner und dem Säugetier, wenn auch die phylogenetische Entwicklung dort rascher und in viel weniger Stufen durchlaufen wird als hier. Er ist geneigt, zwischen der leblosen Natur und den unbekannten niedrigsten Organismen noch zwei Zwischenstufen einzuschalten. Auf der ersten Stufe vollzieht sich die Synthese von Eiweißverbindungen, auf der zweiten Stufe entstehen aus ihnen Lebewesen noch einfacherer Art, als die uns bekannten. Sie werden Probien genannt und sollen sich unter der mikroskopisch sichtbaren Größe befinden (NÄGELI, I 1886, p. 86).

Digitized by Google

Doch kehren wir aus dem luftigen Reich der Spekulation auf den festeren Boden der Wirklichkeit wieder zurück. Dann müssen wir bei der Frage nach der Entstehung der Organismen sagen, daß, soweit naturwissenschaftliche Erfahrung reicht, ein Organismus stets von einem anderen vorausgehenden Organismus abstammt, daß also der Lebensprozeß sich durch das Mittel der Fortpflanzung erhält. Der einfachste Modus der Fortpflanzung ist wieder die Teilung der Zelle; Zelle stammt von Zelle in ungezählten Generationen. (Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucleo.) Der Lebensprozeß erhält sich in der Kontinuität der Zellengenerationen. Die lebende Substanz, die uns in einem Protozoon oder einer Pflanze oder einem Tiere entgegentritt, ist nur ein Teilstück einer durch Ernährung wachsenden und durch periodisch wiederkehrende Teilungen sich vermehrenden Substanz, die schon in einer für menschliches Denken unfaßbar langen Zeit vor uns gelebt hat.

Wenn sich in diese Sätze die gegenwärtige Stellung der biologischen Wissenschaft zum Problem der Urzeugung zusammenfassen läßt, so soll doch weder die Möglichkeit bestritten werden, daß in vergangenen Erdperioden Urzeugung stattgefunden hat, noch die Möglickeit, daß vielleicht auch jetzt noch tagtäglich unter unseren Augen durch Urzeugungen Lebewesen entstehen, die vielleicht noch einfacher als die uns bekannten, vielleicht auch unsichtbar klein wie die Probien von Nägeli sind oder aus irgendeiner anderen zufälligen Beschaffenheit sich bis jetzt unserer Erkenntnis entzogen haben. Da sich ein vernünftiger Grund gegen die Möglichkeit einer Urzeugung lebender aus lebloser Substanz, wie mir scheint, nicht beibringen läßt, wird es auch in Gegenwart und Zukunft weder an solchen fehlen, welche die Urzeugung zu entdecken versuchen, noch an solchen, welche sie entdeckt zu haben glauben.

Gegen Versuche, den Schleier vom Geheimnis der Urzeugung zu lüften, ist von der Wissenschaft gewiß nichts einzuwenden, wohl aber zu wünschen, daß sie mit mehr Kritik und mit besserer Beherrschung der vorhandenen Errungenschaften und Erkenntnisse der Wissenschaft als in früheren Jahrhunderten unternommen werden. Denn gewöhnlich ist es leichter, Irrtümer zu behaupten, als sie wieder aus der Welt zu schaffen.

Mit dieser Einschränkung ist von dem hier gekennzeichneten Standpunkt gewiß nichts dagegen einzuwenden, wenn Jacques Loeb unter den wichtigsten Aufgaben der Biologie zwei große Umwandlungsprobleme aufführt und als das eine derselben die künstliche Umwandlung toter in lebende Materie bezeichnet und hierzu bemerkt: „Ich vermag keinen Grund für die pessimistische Annahme zu sehen, daß die künstliche Umwandlung toter in lebende Substanz nicht gelingen sollte. Im Gegenteil, ich glaube, es kann der Wissenschaft nur nützen und nichts schaden, wenn gerade die Lösung dieser Aufgabe den jüngeren Biologen als das ideale Problem der Biologie vorschwebt. Die konservativen Mitglieder der wissenschaftlichen Genossenschaft werden zwar geneigt sein, auch hier die übliche Warnung zu erheben, daß die Zeit für ein derartiges Problem noch nicht gekommen sei. Ich glaube aber, daß die Zeit für die Lösung eines Problems dann gekommen ist, wenn sich ein Forscher findet, der den Mut hat, die Lösung in Angriff zu nehmen und den Verstand und das Wissen (und vielleicht auch das Glück), dieselbe erfolgreich durchführen zu können.“

Es gibt indessen noch einen wissenschaftlichen Standpunkt, nach welchem, wenn er der richtige sein sollte, die Bemühungen um das von

Digitized by Google

Loeb aufgestellte Problem von vornherein als vergeblich erscheinen würden. Auch er verdient hier erwähnt zu werden, da ihn so berühmte Forscher wie Lord Kelvin, Helmholtz und neuerdings Arrhenius vertreten. Von ihnen wird die Frage nach der Herkunft des Lebens auf unserer Erde als ein kosmisches Problem behandelt; denn nach ihrer Ansicht kann leblose Materie nicht in lebendige übergehen, außer unter dem Einfluß lebender Substanz. Nach einer Angabe von Arrhenius erklärt Lord Kelvin sogar dies für einen ebenso sicheren Lehrsatz als das Gesetz von der allgemeinen Gravitation. Dagegen wird von ihnen angenommen, daß, wie die Materie unzerstörbar, so auch das Leben im Weltall ewig sei; deshalb sei es zwecklose Arbeit nach seinem Ursprung zu forschen, wohl aber die Möglichkeit zu untersuchen, wie das Leben von einem Planeten auf den anderen, der sich in einem hierfür geeigneten Entwicklungszustand befindet, übertragen werden könne.

So halten es William Thomson (Lord Kelvin) und Helmholtz für denkbar, daß Meteorsteine, die überall den Weltenraum durchschwärmen, Träger von lebenden Keimen sein können. Denn wenn auch ihre Oberfläche beim Durchtritt durch unsere Atmosphäre erhitzt werde, so bleibe doch ihr Inneres für die Erhaltung lebender Keime genügend kühl. Mit Recht hat man dieser Hypothese vorgeworfen, daß sie nicht nur an sich im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, sondern auch, daß durch sie nichts gewonnen wird; denn das Problem der Urzeugung wird durch sie nur von unserem auf einen anderen Planeten verlegt.

Auch Arrhenius hält die Hypothese von Thomson und Helmholtz für sehr unwahrscheinlich und sucht sie in seiner jüngst erschienenen Schrift „Das Werden der Welten“ durch „eine Theorie der Panspermie“ zu ersetzen. Diese lehrt, daß „Lebenssamen in den Räumen des Weltalls umherirren, die Planeten treffen und deren Oberfläche mit Leben erfüllen, sobald die Bedingungen für das Bestehen der Organismen dort erfüllt werden“.

Arrhenius geht davon aus, daß der Strahlungsdruck der Sonne die größte Wirkung auf kleinste, kugelrunde Körperchen ausübt, die einen Durchmesser von 0,00016 mm haben, und daß es wahrscheinlich Keime von dieser Kleinheit auf unserer Erde geben werde, da nach Messungen schon Dauersporen vieler Bakterien nur eine Größe von 0,0003—0,0002 mm haben, und es ohne Zweifel noch kleinere gibt, die wir mikroskopisch noch nicht entdeckt haben. Weiter nimmt er, gestützt auf biologische Experimente, an, daß diese kleinsten Sporen Temperaturen von 100—300° Kälte monate- und jahrelang vertragen können, und daß sie währenddem, da alle chemischen Prozesse fast vollkommen ruhen müssen, ihre Keimfähigkeit bewahren. Endlich hält er es für möglich — und hier liegt der Schwerpunkt seiner Hypothese der Panspermie — daß derartige kleinste Keime niedrigster Organismen fortwährend von der Erde und anderen von Keimen bewohnten Planeten in den kalten Weltraum hinausgestreut werden und ihn als Lebensträger bevölkern. Hier würden sie die Bahnen bald dieses, bald jenes Planeten unseres Sonnensystems passieren und z. B. nach ungefährer Berechnung die Marsbahn schon nach 20 Tagen, die Jupiterbahn nach 80 Tagen und die Neptunbahn nach 14 Monaten von unserer Erde aus erreichen, ja sie würden sogar in andere Sonnensysteme, wie Alpha Centauri, geführt werden können, zur Zurücklegung solcher Entfernungen

Digitized by Google

allerdings schon 9000 Jahre gebrauchen. So ist der kalte, unendliche Weltraum nach der Hypothese der Panspermie mit Lebenskeimen von Unendlichkeit her bevölkert.

„Auf diese Weise", schließt ARRHENIUS weiter, „kann das Leben seit ewigen Zeiten von Sonnensystem zu Sonnensystem oder von Planet zu Planet innerhalb desselben Sonnensystems getragen worden sein. Aber wie unter den Billionen Pollenkörperchen, die der Wind von einem großen Baum, z. B. einer Tanne, entführt, im Durchschnitt nur eines den Ursprung eines neuen Baumes bildet, so kommt auch vermutlich nur einer unter den Billionen oder vielleicht Trillionen von Keimen, die von dem Strahlungsdruck von einem Planeten in den Raum hinausgetrieben werden, dazu, auf einen vom Leben bisher unberührten Planeten niederzufallen und da der Erzeuger mannigfaltiger Lebewesen zu werden, wenn sich günstige äußere Bedingungen finden. In vielen Fällen trifft das nicht zu, manchmal dagegen fallen sie auf guten Boden. Und wenn es auch eine oder mehrere Millionen Jahre dauern sollte von dem Zeitpunkt an, da ein Planet anfangen kann, Leben zu tragen, bis su dem Augenblick, da der erste Samen auf ihn fällt und aufsprießt, um ihn für das organische Leben in Besitz zu nehmen, so bedeutet das wenig im Vergleich mit dem Zeitraum, während dessen das Leben auf dem Planeten dann in voller Blüte steht."

Nach der Lehre von der Panspermie sind alle organischen Wesen im ganzen Universum einander verwandt und bestehen aus Zellen, die sich aus Kohlenstoff-, Wasserstoff-, Sauerstoff- und Stickstoffverbindungen aufbauen. Da ein Planet den anderen mit Lebenskeimen bevölkert, „bewegt sich das Leben auf anderen bewohnten Welten vermutlich in Formen, die den auf der Erde vorhandenen recht nahe verwandt sind".

Die Lehre von der Panspermie ist eine Hypothese, welche, solange die physikalischen Voraussetzungen nicht anfechtbar sind, sich nicht widerlegen läßt; auf der anderen Seite hat sie aber nicht den Wert einer Arbeitshypothese, und hierin liegt eine ihr von vornherein anhaftende Schwäche. Denn wie ARRHENIUS selbst am Schluß seiner Ausführungen in objektiver Weise bemerkt, „besteht wenig Aussicht, daß man die Richtigkeit dieser Lehre direkt durch Untersuchung der aus der Luft niederfallenden Samen wird beweisen können. Denn die Keime, die aus anderen Welten zu uns kommen, sind vermutlich äußerst gering an Zahl, vielleicht nur einige wenige im Jahr an der ganzen Erdoberfläche. Und außerdem gleichen sie voraussichtlich sehr den einzelligen Sporen irdischen Ursprungs, die sich, in großen Mengen in der Luft schwebend, von den Winden getragen, vorfinden, so daß die ‚himmlische' Herkunft dieser Keime schwer oder unmöglich zu beweisen sein dürfte, auch wenn sie gegen alle Vermutung von den Forschern gefunden werden sollten."

Somit bestehen nach der Ansicht von namhaften Gelehrten verschiedene Möglichkeiten, wie das Leben auf unserer Erde in einer Weise, die den Forderungen des naturwissenschaftlichen Denkens genügt, würde den Ursprung genommen haben und noch jetzt würde entstehen können. Die drei wichtigsten sind:

1. Die ursprüngliche Hypothese von der Generatio aequivoca, die Umwandlung toter organischer in lebende Substanz, in einer durch physikalisch-chemische Experimente nachweisbaren Weise, wie sie gegen-

Digitized by Google

wärtig Loeb für möglich hält und als aussichtsreiches Forschungsproblem hinstellt.

2. Die Hypothese von ultramikroskopisch kleinsten Lebewesen, Probien, die eine Zwischenstufe zwischen den leblosen organischen Verbindungen und den uns bekannten Lebewesen bilden. Sie macht den Beweis der Urzeugung von einer Verbesserung unserer Vergrößerungsmittel und von dem wirklichen Nachweis dieser Zwischenwelt von Lebewesen abhängig.

3. Die Hypothese der Panspermie (Arrhenius). Sie macht überhaupt die Forschung nach der Urzeugung im Sinne der ersten und zweiten Hypothese als gegenstandslos, da sie das Leben und die Materie für ewig erklärt und ihren Ursprung auf unserer Erde von Lebenskeimen im Weltraum herleitet.

Digitized by Google

ZEHNTES KAPITEL.

Im zehnten Kapitel sollen einige Zellprobleme allgemeiner Natur erörtert werden, mit welchen sich die biologische Forschung erst in neuerer Zeit intensiver zu beschäftigen beginnt, und in welche sie namentlich mit dem Hilfsmittel des Experiments tiefer einzudringen versucht. Wir werden hier besprechen: 1) Wechselwirkungen, die zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt bei den Lebensprozessen der Zelle nachweisbar sind: 2) gesetzmäßige Unterschiede in den Größenverhältnissen zwischen Kern und Protoplasmakörper einer Zelle, Unterschiede, welche von RICHARD HERTWIG mit dem Namen „Kernplasmarelation" belegt worden sind.

I. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt.

In einem lebenden Organismus stehen notwendigerweise alle morphologisch unterscheidbaren Teile in bestimmten gesetzmäßigen Wechselbeziehungen zueinander. In dieselben einen Einblick zu gewinnen, ist bei der großen Komplikation des Lebensprozesses in den meisten Fällen außerordentlich schwer. Immerhin ist auch hier schon ein erfreulicher Anfang durch Beobachtung und Experiment gemacht, um das dunkle Gebiet unserer Erkenntnis zu erschließen.

Verschiedenartige Befunde, welche sich wohl kaum in einer anderen Weise erklären lassen, deuten auf eine Beteiligung des Protoplasma an allen formativen Prozessen, an der Bildung der Zellmembran, der Intercellularsubstanzen etc. hin. Bei Pflanzen ist die Hauptmasse des Protoplasma stets an den Stellen, von denen das Wachstum hauptsächlich ausgeht, angesammelt: so an den Spitzen wachsender Wurzelhaare, sprossender Pilzfäden etc., an den Vegetationspunkten vielzelliger und einzelliger Pflanzen, wie Caulerpa. Aber auch in der einzelnen Zelle findet sich dasselbe regelmäßig an den Orten größter formativer Tätigkeit angehäuft. Wenn in einer Pflanzenzelle sich die Cellulosemembran zu vorspringenden Leisten oder sonstigen Skulpturen verdickt, läßt es schon einige Zeit, ehe die Verdickungen angelegt werden, vorbereitende Veränderungen erkennen, indem es sich zu den Stellen des stärkeren Wachstums hin begibt; während sich die Leisten und Verdickungen bilden, gehen an ihnen fortwährend Ströme von körnigem Protoplasma entlang.

Wenn bei Vaucheria ein kleines Stück abgetrennt wird, sucht alsbald das Protoplasma den Defekt wieder zu ergänzen. Es beginnt sich „zu der Wunde in dichteren Massen heranzudrängen und sich zu einer nach außen scharf begrenzten Schicht zusammenzuschließen. An dieser beginnt sich alsbald Zellhaut zu bilden" (KLEBS). Der Protoplasmakörper einer Pflanzenzelle, welcher durch Plasmolyse von seiner Mem-

Digitized by Google

bran abgelöst ist, ohne daß er dadurch in seinen Lebensfunktionen gelitten hat, scheidet nach kurzer Zeit wieder auf seiner Oberfläche eine neue Zelluloseschicht aus, welche sich durch Zusatz von Kongorot zum Wasser rot färben läßt.

Solange Zellen jung und in kräftigem Wachstum begriffen sind, ist in ihnen Protoplasma in größeren Mengen, dagegen in alten Zellen, wenn sie ihre formative Tätigkeit eingestellt haben, oft nur in geringen Spuren vorhanden. Es kann dann der protoplasmatische Belag an der Innenfläche der Zellulosemembran von großen, ausgewachsenen Pflanzenzellen so außerordentlich dünn werden, daß er als ein besonderes Häutchen allein durch Plasmolyse nachzuweisen ist. Ebenso ist in den blasigen Chordazellen der Tiere etc. Protoplasma nur noch in geringen Spuren vorhanden.

Besonders ist gegenwärtig die Forschung auf die Beziehungen des Kerns zu den übrigen Bestandteilen der Zelle gerichtet. Daß der Kern namentlich während des ganzen Teilungsprozesses sehr auffällige Wechselbeziehungen zum Protoplasmakörper erkennen läßt, wurde schon früher gezeigt (p. 240). Aber auch zu anderen Zeiten spielt er offenbar eine wichtige physiologische Rolle im Leben der Zelle; alle formativen und nutritiven Prozesse scheinen in einem näheren, zurzeit allerdings nicht genauer zu definierenden Abhängigkeitsverhältnis von ihm zu stehen, wie sich aus den jetzt näher zu besprechenden Beobachtungen von HABERLANDT und KORSCHELT, sowie aus Experimenten von GRUBER, NUSSBAUM, BALBIANI, KLEBS und HOFER schließen läßt.

1. Beobachtungen über Stellungen des Kerns, welche auf eine Beteiligung bei formativen und nutritiven Prozessen hinweisen.

Nach den ausgedehnten, wichtigen Untersuchungen von HABERLANDT (X 1887) befindet sich der Kern von jungen, sich entwickelnden Pflanzenzellen „meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachstum bevorzugt, so nimmt der Kern eine solche zentrale Lage ein (Fig. 240 II), daß er von den Orten ausgiebigsten Wachstums ungefähr gleich weit entfernt ist. Zuweilen stellen Plasmastränge (Fig. 240 II) eine Verbindung der Kerne mit den Wachstumsstätten auf kürzestem Wege her. In der ausgebildeten Zelle behält der Kern seine frühere Lage nur in der kleinen Anzahl der Fälle bei. Gewöhnlich verläßt er den in der wachsenden Zelle innegehabten Platz und zeigt dann zumeist eine unbestimmte, in einzelnen Fällen jedoch aufs neue eine bestimmte Lagerung“.

Von den zahlreichen Beobachtungen, an denen HABERLANDT diese Sätze begründet, teile ich einige lehrreiche Beispiele mit. Die Epidermiszellen vieler Pflanzen zeigen häufig Verdickungen entweder an ihrer nach außen oder nach innen gerichteten Wandfläche. Je nachdem liegt der Kern entweder der Außenwand oder der Innenwand, und zwar der Mitte der Verdickung dicht an. In sehr anschaulicher Weise lehren dies die in Fig. 240 zusammengestellten Beispiele: No. I eine Zellreihe von der Epidermis des Laubblattes von Cypripedium insigne; No. III eine Epidermiszelle der Fruchtschale von Carex panicea; No. IV eine junge Epidermiszelle des Laubblattes von Aloë verrucosa.

Eine zweite Reihe von Beobachtungen betrifft das Wachstum ober- und unterirdischer Pflanzenhaare. Die zarten Wurzelhaare der Pflanzen zeigen ein deutlich ausgesprochenes Spitzenwachstum. Hier findet sich denn auch der Kern, solange das Wachstum andauert, stets in der Spitze (Fig. 241 A), während er in ausgewachsenen, alten Haaren sich weiter von ihr entfernt hat. Wenn ein Wurzelhaar sich aus einer Epidermiszelle neu anlegt, so geschieht dies stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Partie der Außenwand (Fig. 241 B). Bei manchen Pflanzen (Brassica oleracea) kann sich die Zelle des Wurzelhaares verzweigen, wobei dann der einfache Kern in einen der Zweige hineinrückt. Dieser wird dann sowohl der protoplasmareichste als auch der längste, während die anderen Zweige zu wachsen aufhören.

Fig. 240.

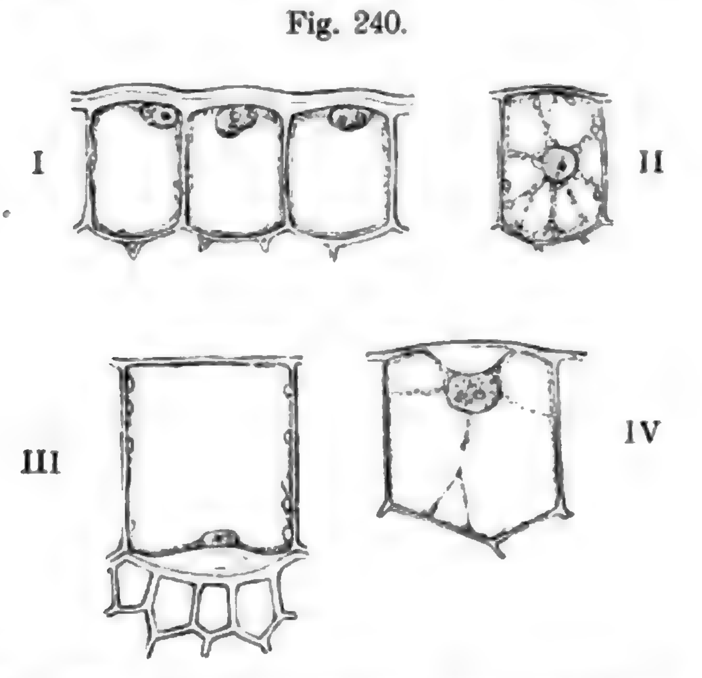


Fig. 241.

A B

Fig. 240. I **Epidermiszellen des Laubblattes von Cypripedium insigne.** Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 1.
II **Epidermiszelle von Luzula maxima.** Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 3.
III **Epidermiszelle der Fruchtschale von Carex panicea.** Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 14.
IV **Junge Epidermiszelle des Laubblattes von Aloë verrucosa.** Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 7.

Fig. 241. **A Wurzelhaar von Cannabis sativa.** Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 26.
B **Entstehung der Wurzelhaare von Pisum sativum.** Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 22.

Von den Wurzelhaaren unterscheiden sich die oberirdischen Haare dadurch, daß sie ein basipetales, interkalares Wachstum besitzen, wie HABERLANDT durch Messungen festgestellt hat. Infolgedessen liegt hier der Kern nicht in der Spitze, sondern ungefähr da, wo sich der sekundäre, basale Vegetationspunkt befindet und das Längenwachstum am längsten andauert. Unter Sternhaaren (Fig. 242) versteht man eigentümliche, einzellige Gebilde, die sich nach ihrem peripheren Ende in mehrere, in radiärer Richtung auseinanderweichende Zweige spalten. Hier liegt der Kern im Mittelpunkt der Verzweigung, solange die formativen Prozesse andauern, rückt dann aber nach beendetem Wachstum wieder näher an die Basis heran.

Auch Pilze und Algen liefern Belege für eine Teilnahme des Kerns an den formativen Prozessen. Bei den vielkernigen Hyphen von Saprolegnia bilden sich seitliche Schläuche stets unmittelbar über einem Kern, der sich in nächster Nähe der Wandung befindet. Bei Vaucheria und anderen vielkernigen Algen gibt es, wie bei den höheren Pflanzen, besondere Vegetationspunkte, von denen das hauptsächliche Wachstum ausgeht; an diesen sieht man nun zahlreiche kleine Kerne der Zellulosemembran unmittelbar angelagert, dann folgt eine Schicht von Chromatophoren, während in dem übrigen Teil der Zelle die Lage gerade eine umgekehrte ist.

Noch auffälliger ist die Beziehung der Kerne zur Bildung der Zellhaut bei den Erscheinungen, die sich bei der Wundheilung von Vaucheria beobachten lassen. Denn jetzt treten zahlreiche kleine Kerne in dem an der Wundstelle sich ansammelnden Protoplasma auf; sie rücken also an die Oberfläche empor, die Chlorophyllkörner dagegen werden gerade in entgegengesetzter Richtung zurückgezogen. Kerne und Chlorophyllkörner tauschen so ihre Plätze gegeneinander aus. Durch diese Wahrnehmung widerlegt sich zugleich der sonst leicht zu erhebende Einwand, daß der oder die Kerne einfach an den Stellen vorgefunden würden, zu denen das Protoplasma in größerer Menge zuströme und sie mit sich schleppe. Denn dann wäre eine gleichzeitige entsprechende Verlagerung der viel kleineren Chlorophyllkörner noch eher zu erwarten, zumal diese ja unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtung sehr leicht ihren Ort verändern. Von dieser Wanderung bleiben nun aber wieder die Kerne unberührt.

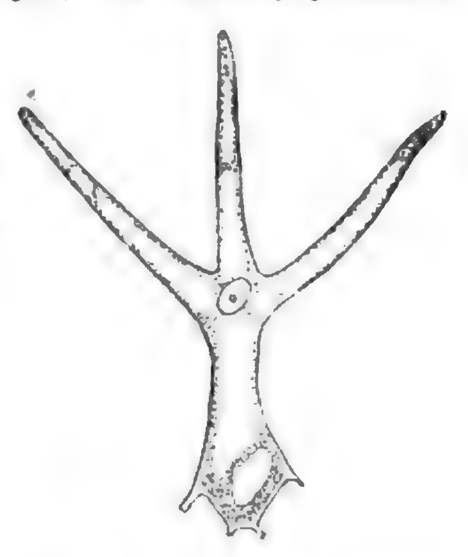


Fig. 242. **Junges Sternhaar von Aubrietia deltoidea.** Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 28.

„Wir sehen also“, bemerkt HABERLANDT, „daß Zellkerne und Chlorophyllkörner unabhängig voneinander bestimmte Ortsveränderungen zeigen, welche, vorausgesetzt, daß dieselben passiv erfolgen, keinesfalls durch Bewegungen des gesamten Körnerplasma bewirkt werden können. Wenn nun das strömende Plasma betreffs der mitzuführenden Inhaltskörper gewissermaßen eine bestimmte Auswahl trifft, in dem einen Falle den größeren Zellkern mitschleppt, die kleineren Chromatophoren zurückläßt, im anderen Falle wieder die Chromatophoren verschiebt und die ebenso kleinen oder oft noch kleineren Zellkerne unverrückt läßt, so kann eine solche Verschiedenheit der Bewegungserscheinungen doch nur den Sinn haben, daß durch sie bestimmte, mit der Funktion der Kerne, bzw. der Chromatophoren zusammenhängende Lagerungsweisen bezweckt werden.“

Aehnliche Beziehungen zwischen Lage und Funktion der Kerne, wie HABERLANDT für die Pflanzenzellen, haben KORSCHELT (X 1889) und andere für tierische Zellen nachgewiesen. Zellen, welche sich durch reichliche Aufnahme von Reservestoffen beträchtlich vergrößern, sind die Eier. Diese haben häufig das Keimbläschen an dem Orte gelagert, an dem vorzugsweise die Stoffaufnahme vor sich gehen muß. So nehmen z. B. bei einem Teil der Cölenteraten die Eier ihre Entstehung

Digitized by Google

aus dem Entoderm und werden aus dem Inhalt des Gastrovaskularsystems durch Vermittlung von Entodermzellen ernährt. In Uebereinstimmung mit dem oben aufgestellten Satz liegen in jungen Eiern die Keimbläschen ganz oberflächlich, und zwar an der nach der Gastralhöhle zugewandten Seite (Fig. 243). Bei manchen Aktinien (HERTWIG X 1879) reichen die Eier sogar noch lange Zeit mit einem stielartigen Fortsatz in das Darmepithel bis an seine Oberfläche heran (Fig. 244). Der Stiel läßt eine regelmäßige fibrilläre Struktur erkennen, wie sie überall da auftritt, wo ein reger Stoffaustausch stattfindet und bestimmte Bahnen einhält; der gestreifte Stiel läßt sich daher als ein besonderer Nährapparat des Eies in Anspruch nehmen. Auch hier liegt das Keimbläschen regelmäßig der Basis des Nährapparates unmittelbar an (Fig. 244). Ein ähnliches Verhalten trifft man in den schlauchförmigen Ovarien der Insekten, die in Eifächer und in Nährfächer gegliedert sind. Entweder ist hier wieder das Keimbläschen an das Nährfach dichter herangerückt,

Fig. 243.

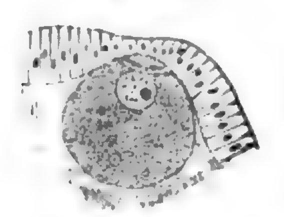


Fig. 243. **Junges Ei von Adamsia rondeleti.** Vergr. 145. Nach KORSCHELT.

Fig. 244.

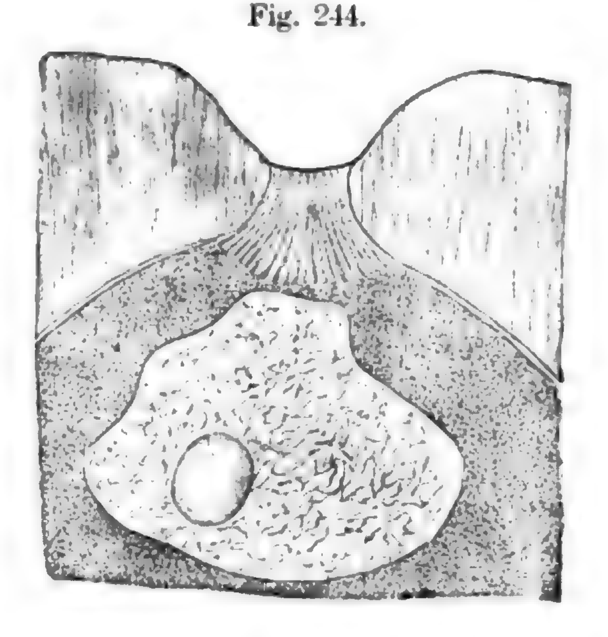


Fig. 244. **Querschnitt durch das periphere Ende und den Stiel einer Eizelle von Sagartia parasitica** (nach O. und R. HERTWIG). Nach KORSCHELT, Fig. 10. Nach oben sieht man den gestreiften Stiel der Eizelle in das Epithel eindringen.

oder es zeigt das noch interessantere Verhalten, daß es nach dem Nährfach zu zahlreiche pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 245) ausstreckt und dadurch nach der Seite, wo die Stoffaufnahme stattfindet, seine Oberfläche in auffälliger Weise vergrößert. Hier beginnt sich denn auch der Dotter in der Umgebung des Keimbläschens in zahlreichen dunkeln Körnchen abzuscheiden, welche von den Nährzellen zugeführt worden sind. Bei den meisten Tieren werden die Eier durch Vermittlung des Follikelepithels ernährt. KORSCHELT findet dementsprechend, daß bei Insekten die Kerne der Follikelzellen, solange die Bildung des Dotters und des Chorions vor sich geht, unmittelbar an der nach dem Ei gerichteten Oberfläche liegen, dagegen nach Fertigstellung des Chorions in die Mitte der Zelle zurückweichen.

Noch frappanter ist das Verhalten der Kerne in den sogenannten Doppelzellen, welche strahlenartige Chitinfortsätze an dem Chorion der Eier von Wasserwanzen (Ranatra und Nepa) erzeugen (Fig. 246 A, B). Die Protoplasmakörper der beiden Zellen, welche einen Strahl zwischen sich ausscheiden, verschmelzen. Während der Ausscheidung schicken die beiden überaus großen Kerne an der nach dem Strahl zugekehrten Seite zahlreiche feine Fortsätze aus.

Digitized by Google

Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ziehen HABERLANDT und KORSCHELT folgende, die Funktion des Zellkerns betreffende Schlüsse:

1. „Die Tatsache, daß der Kern gewöhnlich bloß in der jungen, sich erst entwickelnden Zelle eine bestimmte Lagerung zeigt, weist darauf hin, daß seine Funktion hauptsächlich mit den Entwicklungsvorgängen der betreffenden Zelle zusammenhängt" (HABERLANDT).

2. „Aus der Art seiner Lagerung ist zu schließen, daß der Kern beim Wachstum der Zelle, speziell beim Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut, eine bestimmte Rolle spielt. Damit ist nicht ausgeschlossen, daß er in der ausgebildeten Zelle eventuell noch andere Funktionen zu erfüllen hat" (HABERLANDT).

Fig. 245.

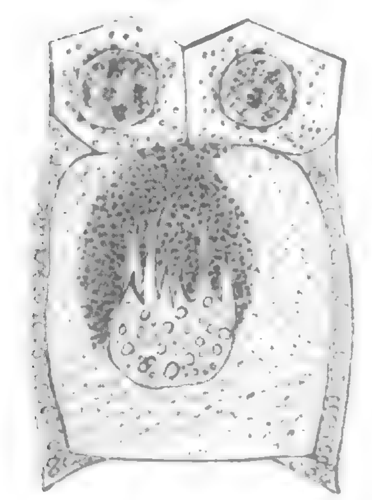


Fig. 246.

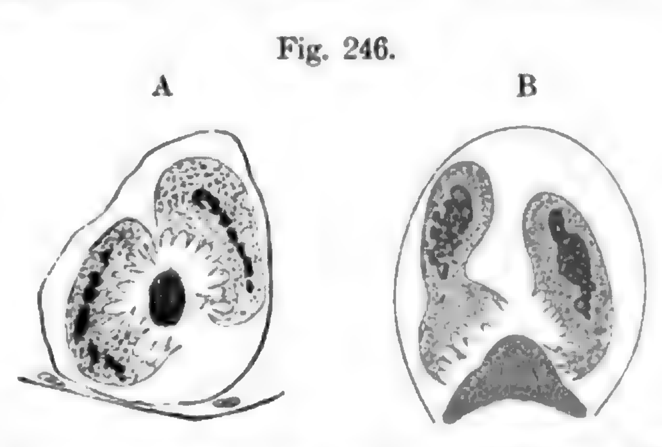


Fig. 245. **Ein Eifollikel von Dytiscus marginalis mit angrenzendem Nährfach,** in welchem eine reichliche Körnchenausscheidung stattfindet. Das Keimbläschen des Eies sendet Fortsätze aus nach der Richtung der Körnchenanhäufung. Nach KORSCHELT.

Fig. 246. A **Querschnitt einer sezernierenden Doppelzelle aus dem Eifollikel von Nepa cinerea.** Die Bildung des Strahles ist noch im Gange. Vergr. 270fach. Nach KORSCHELT.

B **Längsschnitt einer Doppelzelle aus dem Eifollikel von Nepa.** Bildung der Basis des Strahles. Vergr. 195fach. Nach KORSCHELT.

3. Der Kern ist wie bei der Abscheidung, so auch bei der Nahrungsaufnahme der Zelle beteiligt. Außer in der Lage, kann sich dies auch darin kundgeben, daß der Kern nach dem Ort der Abscheidung und der Stoffaufnahme seine Oberfläche durch Ausstrecken zahlreicher Fortsätze vergrößert.

2. Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma schließen läßt.

Zu dem gleichen Ergebnis haben die experimentellen Untersuchungen von GRUBER, NUSSBAUM, HOFER, VERWORN, BALBIANI, KLEBS u. a. geführt. Die Methode besteht darin, daß man in irgendeiner Weise einen einzelligen Organismus oder eine einzelne Zelle in ein kernhaltiges und in ein kernloses Stück trennt und dann ihr weiteres Verhalten verfolgt und vergleicht.

Durch Plasmolyse in 16-proz. Zuckerlösung konnte KLEBS (X 1887) die Zellen von Spirogyrafäden in ein kernhaltiges und mehrere kernlose Stücke zerlegen. Obwohl die letzteren zuweilen 6 Wochen am Leben bleiben, ehe sie zerfallen, zeigt sich doch in ihrer Lebensfunktion ein großer Unterschied im Vergleich zu den kernhaltigen Teilstücken. Die

Digitized by Google

kernhaltigen Stücke fahren fort zu wachsen und umgeben sich mit einer neuen, durch Kongorot leicht nachweisbaren Zellhaut. Die kernlosen dagegen bleiben vollständig kuglig, vergrößern sich nicht und können keine Zellhaut bilden. Wie sehr dieser Prozeß vom Vorhandensein des Kerns beeinflußt wird, geht in auffälliger Weise daraus hervor, daß, wenn die durch Plasmolyse erhaltenen Teilstücke nur noch durch eine feine Plasmabrücke verbunden sind, dieser Zusammenhang schon genügt, um das kernlose Stück zur Abscheidung von Zellulose zu befähigen.

Indessen gehen im Protoplasma gewisse Stoffwechselprozesse auch ohne Anwesenheit des Zellkerns vor sich: z. B. assimilieren die kernlosen Stücke noch und vermögen sowohl Stärke aufzulösen, als auch neu zu bilden, vorausgesetzt, daß sie einen Teil des Chlorophyllbandes besitzen. Wenn sie längere Zeit im Dunkeln gehalten sind, werden sie stärkefrei durch Verbrauch der vorher abgelagerten Körnchen. In das Licht zurückgebracht, füllen sich die Chlorophyllbänder wieder mit neu assimilierter Stärke. Diese wird sogar reichlicher als beim kernhaltigen Teil angesammelt, wahrscheinlich aus dem naheliegenden Grunde, weil der Verbrauch der Stärke bei dem Daniederliegen aller übrigen Lebensfunktionen auf ein Minimum herabgesetzt ist. Kernlose Teilstücke von Funaria hygrometrica zeigen ein etwas abweichendes Verhalten, indem sie zwar Stärke auflösen, aber keine neue bilden können, trotzdem sie 6 Wochen am Leben bleiben. Beim Zerschneiden von Vaucheria erhält man größere und kleinere Protoplasmaklumpen teils mit, teils ohne Kern. Die Lebensfähigkeit derselben, sowie das Abscheiden einer neuen Zellulosehülle ist an das Vorhandensein von mindestens einem Zellkern geknüpft (HABERLANDT X 1887).

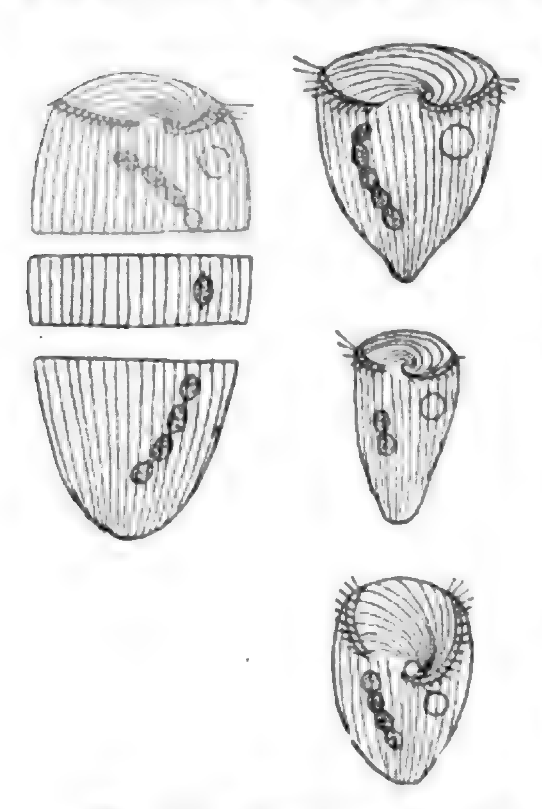


Fig. 247. **Stentor**, in drei kernhaltige Teilstücke zerschnitten (links); die daraus hervorgegangenen drei regenerierten Stentoren (rechts). Nach GRUBER und HÄCKER, Praxis und Theorie etc.

Nicht minder wichtige Ergebnisse wie bei den Pflanzen sind durch Zerstückelungen von Amöben, Rhizopoden und Infusorien (Fig. 247) gewonnen worden. Wie NUSSBAUM (X 1886), GRUBER (X 1884—1886), HOFER (X 1889) und VERWORN (1891) in übereinstimmender Weise mitteilen, können nur kernhaltige Teilstücke die verloren gegangenen Organe wieder durch Neubildung ersetzen und sich zu einem normalen Individuum, das wächst und sich vermehrt, umgestalten. Kernlose Teile, selbst wenn sie größer als die kernhaltigen sind, können sich weder ergänzen noch wachsen, wohl aber längere Zeit, oft mehr als 14 Tage, eine Art von Scheindasein führen; schließlich zerfallen sie. Die formative Tätigkeit des Protoplasma scheint daher in erster Linie unter dem Einfluß des Kerns zu stehen. Weniger sichergestellt ist dies für andere Funktionen der Zelle, wie für die Bewegungsfähigkeit, für die Reizbarkeit und für

Digitized by Google

die Verdauungsprozesse. Die Urteile der einzelnen Beobachter gehen hier auseinander.

Bei Amöben sah Hofer das kernlose Teilstück, nachdem das erste durch die Operation bedingte Reizstadium überwunden war, 15—20 Minuten lang ziemlich normale Bewegungen ausführen. Er erblickt hierin noch eine Nachwirkung des Kernes, welchem er einen regulatorischen Einfluß auf die Bewegungen des Protoplasma zuschreibt. Denn während weiterhin das kernhaltige Stück wie ein normales Individuum die Pseudopodien ausstreckt und sich fortbewegt, bleibt der kernlose Teil zu einem rundlichen Körper zusammengezogen und macht nur ab und zu nach stundenlangen Ruhepausen anormale, ruckartige Bewegungen. Er heftet sich an der Unterlage nicht fest, wie herumkriechende Amöben tun, und beginnt daher bei der geringsten Wasserbewegung zu flottieren.

Eine größere Unabhängigkeit der Protoplasmabewegung vom Einfluß des Kerns fand Verworn bei Difflugia. Selbst kleine, kernlose Teilstücke streckten in der für das unverletzte Rhizopod charakteristischen Weise lange, fingerförmige Pseudopodien aus und setzten noch nach 5 Stunden ihre Bewegungen fort. Auch waren sie noch vollkommen reizbar und reagierten auf mechanische, galvanische und chemische Reize durch Kontraktion ihres Körpers.

Protisten, welche besondere lokomotorische Organe, wie Cilien, Wimpern, Cirrhen etc. entwickelt haben, lassen nach Verworn bei Teilungsversuchen eine vollständige Autonomie und Unabhängigkeit der Cilien vom Kern erkennen. Bei Lacrymaria führt jeder des Kerns beraubte Körperteil nach seiner Abtrennung vom Körper dieselben Bewegungen aus, wie zur Zeit, als er noch mit ihm in Zusammenhang stand. Kleine Stücke von Stylonichia, die mit einer Anzahl Bauchwimpern versehen sind, machen mit diesen noch die eigentümlichen Laufbewegungen. Selbst bei einem kleinsten Plasmastückchen, das nur eine einzige Sprungcirrhe besitzt, fährt diese in ihren charakteristischen Bewegungen fort. Wenn sie nach hinten gerichtet war, wird sie von Zeit zu Zeit plötzlich nach vorn geschnellt, wodurch dem Teilstück ein kurzer Ruck nach rückwärts erteilt wird; darauf kehrt sie selbst wieder in die Ruhelage zurück etc. Ferner zeichnen sich die kontraktilen Vakuolen der Protisten gleich den Cilien und Cirrhen durch vollständige Autonomie aus. Denn auch an kernlosen Stücken kann man sehen, wie sie sich tagelang rhythmisch kontrahieren (Verworn).

In bezug auf die Verdauung endlich macht sich ein erheblicher Unterschied zwischen kernlosen und kernhaltigen Teilstücken bemerkbar. Während von diesen gefressene kleine Infusorien, Rädertierchen etc. in der normalen Weise verdaut werden, hat bei jenen die Verdauung sowohl der Zeit nach, als auch an Intensität eine erhebliche Abnahme erfahren. Man kann hieraus schließen, daß es dem Protoplasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren (Hofer, Verworn).

Daß zwischen einzelnen Beobachtungen und Experimenten, die im zehnten Kapitel mitgeteilt wurden, noch Widersprüche bestehen, wird nicht wundernehmen, wenn man die Schwierigkeit der zu lösenden Aufgaben im Auge behält.

Ebenso wie der Kern das Plasma in mannigfaltiger Weise beeinflußt, werden wir umgekehrt erwarten dürfen, daß auch das Plasma auf den Kern bestimmte Wirkungen ausüben kann. Interessante Beobachtungen hierüber sind in den letzten Jahren veröffentlicht worden.

Digitized by Google

Im 8. Kapitel ist der Prozeß der Chromatindiminution beschrieben worden. In der zweigeteilten Eizelle von Ascaris megalocephala bilden sich nur in der einen Furchungszelle aus dem ruhenden Kern vier normale, schleifenförmige Chromosomen, in der anderen Zelle zeigen dagegen die vier Chromosomen einen Zerfall in zahlreiche kleine Chromatinstücke, von denen ein großer Teil bei der Kernteilung in das umgebende Plasma ausgestoßen wird. Die Ursachen für diese merkwürdige Differenz im Verhalten der beiden Furchungskerne waren anfänglich unbekannt. Am nächsten lag die Annahme, daß eine qualitativ verschiedene Chromosomenteilung in der der Diminution voraufgehenden Mitose die Ursache sei, daß von je zwei Tochterchromosomen das eine später bei der nächsten Teilung diminuiert, das andere undiminuiert bleibt. Daher wurde denn auch die Diminution von WEISMANN als ein Beweis für das Vorkommen erbungleicher Kernteilung angeführt. BOVERI hat jedoch den Nachweis erbringen können, daß diese Anschauung eine irrige ist. Beobachtungen sowohl an dispermen als an zentrifugierten Ascariseiern haben vielmehr gezeigt, daß die Kernteilung ganz gleichartige Tochterkerne liefert, daß dagegen im Plasma lokalisierte Faktoren den Kern so beeinflussen, daß er entweder diminuiert oder unverändert bleibt.

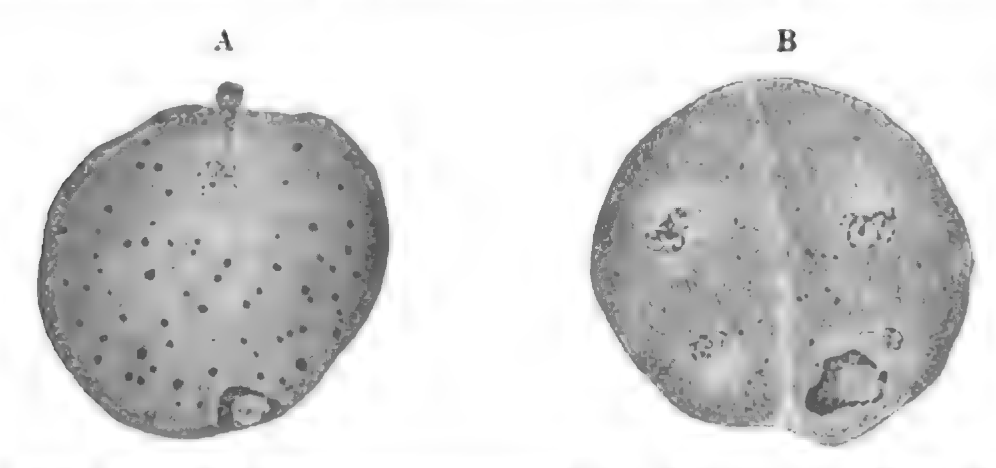


Fig. 248 A und B. **Keimbahnbestimmung bei Polyphemus.** Nach KÜHN.

Noch viel klarer als bei Ascaris tritt der bestimmende Einfluß des Plasmas bei einem anderen, vor wenigen Jahren von KAHLE beschriebenen Falle von Diminution bei der Cecidomyide Miastor zutage. Bei ihren parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern ist an dem einen Pol ein durch besonders dunkele Körnelung ausgezeichneter Plasmabezirk vorhanden. Die Kerne, die bei der Furchung in diesen Bezirk zu liegen kommen, erfahren nun keine Veränderung ihrer Chromosomen und liefern die späteren Geschlechtszellen, ebenso wie bei Ascaris aus den undiminuierten Kernen die Geschlechtszellen sich herleiten lassen (p. 208—211). Alle übrigen Kerne des gefurchten Miastoreies stoßen dagegen beträchtliche Teile ihrer stäbchenförmigen Chromosomen in das Eiplasma während der Mitose aus und werden so diminuiert. Bei Miastor bestehen also direkt sichtbare Wechselwirkungen zwischen Kern und bestimmten Eiplasmasubstanzen; letztere können wir auch, da sie die späteren Keimzellkerne bestimmen, als Keimbahnkörper (BUCHNER) bezeichnen.

Die Erscheinung, daß schon frühzeitig, ja oft schon im unbefruchteten Ei bestimmte Plasmabezirke, die später beim Furchungsprozeß die Geschlechtszellen aus sich hervorgehen lassen, durch gewisse Einschlüsse

Digitized by Google

leicht kenntlich sind, ist neuerdings häufig bei zahlreichen Insekten, bei einigen Crustaceen und vereinzelten Würmern beobachtet worden, ohne daß in diesen Fällen eine so deutliche, morphologisch sichtbare Beeinflussung des Verlaufs der Kernteilung wie bei Miastor damit verknüpft wäre. Häufig ist dagegen auch hier eine Lähmung der Teilungsgeschwindigkeit der Kerne in denjenigen Zellen, die den Keimbahnkörper bei der Furchung mitbekommen, festzustellen derart, daß, während die übrigen Embryonalzellen sich noch rasch vermehren, die späteren Keimzellen eine längere Ruhepause durchmachen.

In der Fig. 248 A ist ein solcher, durch besondere Färbbarkeit leicht erkennbarer Keimbahnkörper an dem einen Pol eines Cladozereneies deutlich zu sehen. Bei der 4-Teilung wird er einer Zelle allein zugewiesen (Fig. 248 B). Erst späterhin zerfällt der kompakte Körper in viele kleine Stücke und wird erst dann gleichmäßig auf die neu entstehenden Tochterzellen verteilt, die damit zu den Geschlechtszellen des neuen Individuums werden.

II. Die Kernplasmarelation und die Abhängigkeit der Kern- und Zellgröße von der Chromosomenzahl. Entstehung von pflanzlichen und tierischen Varietäten durch veränderte Chromosomenzahl.

Die innigen Wechselwirkungen, die zwischen Kern- und Zellsubstanzen im gesamten Stoffwechsel und in der Dynamik des Lebens stattfinden, äußern sich weiterhin noch darin, daß sich erstens ein gesetzmäßiges Verhältnis zwischen der Größe des Protoplasmakörpers und des in ihm eingeschlossenen Zellkerns und zweitens eine Abhängigkeit der Kerngröße von der in ihm eingeschlossenen Chromosomenzahl erkennen läßt.

Das erste Verhältnis ist von Richard Hertwig (X 1903, p. 56) zuerst in seiner Bedeutung ausführlicher besprochen, gewürdigt und als „die Kernplasmarelation“ bezeichnet worden. Auf Grund vergleichender Beobachtungen habe ich schon 1893 auf dieses Verhältnis in den Sätzen aufmerksam gemacht: „Die Größe, welche ein Kern erreicht, steht in der Regel in einer gewissen Proportion zu der Größe des ihn umhüllenden Protoplasmakörpers. Je größer dieser ist, um so größer ist der Kern. So finden sich in den großen Ganglienzellen der Spinalknoten auffallend große, bläschenförmige Kerne. Ganz riesige Dimensionen aber erreichen sie in unreifen Eizellen, und zwar in einem ihrer Größe entsprechenden Maßstabe.“

Durch interessante Experimente haben Richard Hertwig (X 1903), Gerassimow (X 1901 und 1902) und Boveri (X 1904 und 1905) eine Reihe einwandfreier Beweise für das Vorhandensein einer „Kernplasmarelation“ beigebracht. Richard Hertwig hat hierfür Beobachtungen an Protozoen, die lange Zeit hungerten, verwertet. Bei solchen Arten, die viele Hunderte von Kernen haben, wie Actinosphaerium und Dileptus, nimmt einmal das Protoplasma ab, so daß die Tiere immer kleiner werden, außerdem aber werden auch einzelne Teile der gesamten Kernmasse, wie man mikroskopisch nachweisen kann, aufgelöst, während andere intakt bleiben. „Ein Dileptusriese hat so enorm viele Kernstücke, daß man sie nicht zählen kann, wohl über 1000; Dileptuszwerge nur etwa 50—100. Bei der Reduktion der Körpergröße sind die meisten Kernstücke resorbiert worden.“ Aehnlich verhält sich Actinosphaerium, bei dem sich feststellen läßt, daß von den Hunderten von Kernen nur

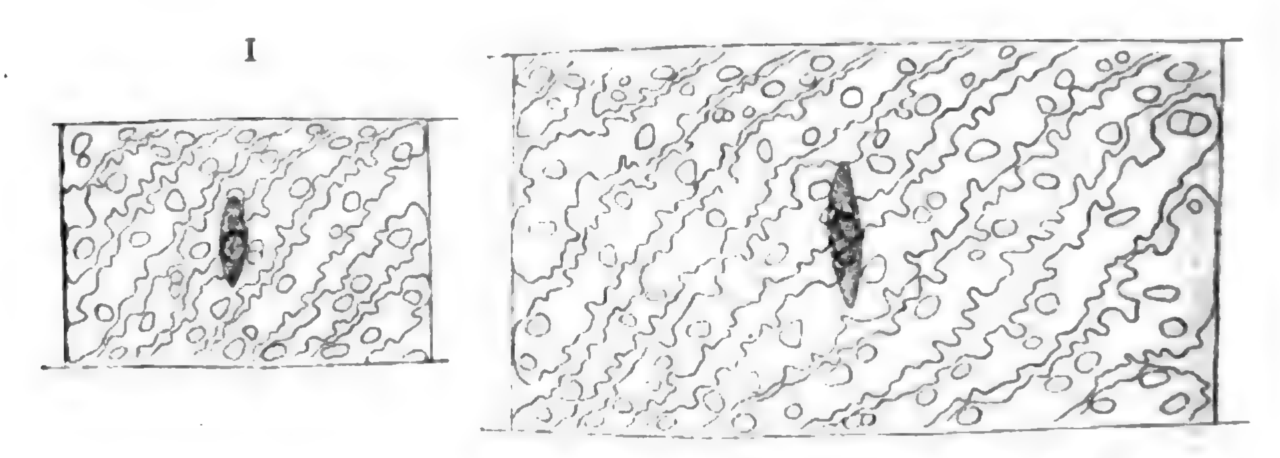
Digitized by Google

schließlich noch einige wenige, 1—2 in extremen Fällen, vorhanden sind. „Schwund des Plasma ist hier also“, wie R. Hertwig bemerkt, „die Veranlassung zu einer Reduktion des Kernmaterials geworden.“ Er glaubt ein solches Verhalten nur durch die Annahme erklären zu können, „daß jeder Zelle normalerweise eine bestimmte Korrelation von Plasma- und Kernmasse zukommt“.

Gerassimow hat auf Zellen von Spirogyra bellis im Momente der Zweiteilung Kälte einwirken lassen und dadurch häufig das Endergebnis so abgeändert, daß von den sich bildenden Tochterzellen die eine keinen

II

I



III

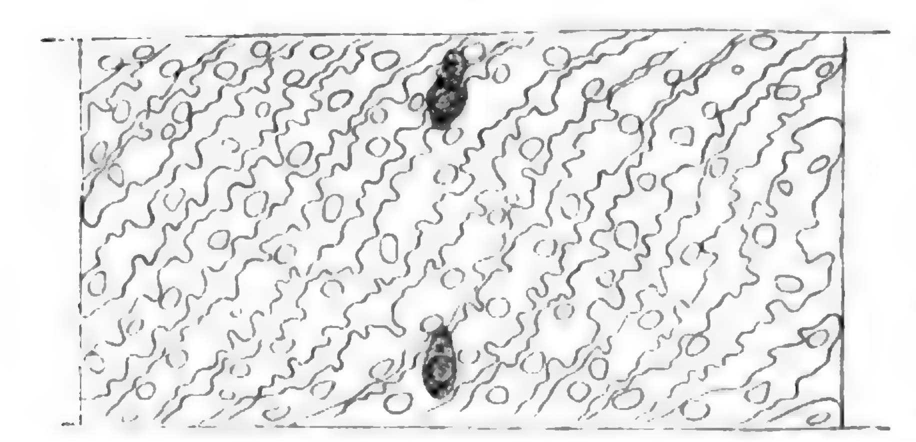


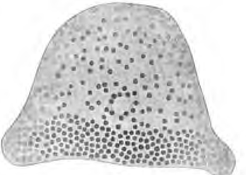
Fig. 249. I Gewöhnliche Zelle von Spirogyra bellis. II Infolge der Kältewirkung entstandene große Zelle mit einem einfachen großen Kern, der doppelt so viel Kernmasse als ein Normalkern besitzt. III Unter gleichen Bedingungen entstandene große Zelle mit zwei Kernen. 4. Juni 1900. Vergr. 315. Nach Gerassimow. Von dem Inhalt der Zellen sind nur die Konturen der Chlorophyllbänder einer während der Beobachtung oberen Hälfte der Zelle mit den äußeren Konturen der Stärkehüllen um die Pyrenoide herum und die Konturen der Kerne mit den Nukleolen abgebildet. Alle Abbildungen sind mit Hilfe der Kamera von lebenden Zellen abgezeichnet worden.

Kern erhält, die andere dagegen entweder beide durch Teilung entstandene Tochterkerne oder einen einzigen großen Kern einschließt, der das gesamte, beiden Tochterkernen entsprechende Material in sich vereinigt. Wenn solche abnorme Zellen, welche doppelt so viel Kernmasse als normale Spirogyra-Zellen haben, längere Zeit weiter gezüchtet werden, so läßt sich jedesmal feststellen, daß sie bald stärker zu wachsen beginnen als die übrigen Zellen des Fadens, daß sie infolge einer sich einstellenden Ausbuchtung ihrer Seitenwände eine aufgetriebene Tonnenform annehmen, daß ihre Chlorophyllbänder um den Kern herum stärker entwickelt werden, daß ihre nächste Teilung sich verspätet und nun wieder Tochterzellen liefert, welche ebenfalls an Größe ihres Kernes und des Protoplasmakörpers normale Spirogyra-Zellen übertreffen (Fig. 249).

Es ist dies der Fall sowohl bei Zellen mit doppelter Kernmasse, als auch mit zwei kleineren Kernen. GERASSIMOW, welcher an seinem Beobachtungsmaterial genaue Berechnungen über die relative Größe der Kerne und Zellen, ihre Länge, Dicke und Volumina angestellt hat, gelangt zu dem Ergebnis, daß „eine unzweifelhafte Abhängigkeit des normalen Wachstums der Zelle von der Tätigkeit des Kerns besteht und daß unter sonst gleichen Bedingungen die Größe der Zelle eine Funktion der Menge ihrer Kernsubstanz ist".

Zu dem gleichen Ergebnis auf tierischem Gebiet ist BOVERI durch Experimente an Seeigeln geführt worden. Indem er ihre reifen Eier durch Schütteln in kernhaltige und kernlose Stücke teilte, sie dann befruchtete und aus dem Material die einfach befruchteten kernhaltigen und kernlosen Stücke heraussortierte, konnte er ihre weitere Entwicklung verfolgen und zwischen beiden wichtige Unterschiede feststellen. Auf gleichen Entwicklungsstadien besaßen nämlich die kernlosen Eibruchstücke, in welchen nur ein eingedrungener Samenkern vorhanden war und sich teilte (Fig. 250 B), kleinere und entsprechend zahlreichere Zellen als das entsprechend große Eifragment mit dem Eikern, der sich mit einem Samenkern verbunden hatte (Fig. 250 A). Im ersten Fall sind auch die Kerne der Furchungszellen in auffälliger Weise kleiner als im zweiten Fall. Sie enthalten nur halb so viel Kernmasse als die aus der Verschmelzung von Ei- und Samenkern hervorgegangenen Produkte und daher auch nur 18 statt 36 Chromosome (BOVERI, WILSON); aus diesem Grunde bleiben sie kleiner und teilen sich rascher,

A



B

Fig. 250 A und B. A **Stück von der Oberfläche eines jungen Pluteus von Echinus microtuberculatus**, aus einem befruchteten kernhaltigen Eifragment gezüchtet. B Desgleichen von den gleichen Eltern aus einem besamten, kernlosen Eifragment gezüchtet. Nach BOVERI.

Digitized by Google

so daß nun auch das Eibruchstück in zahlreichere und kleinere Zellen zerfällt.

Zuweilen hat Boveri bei seinen Experimenten auch Eier mit Kernen erhalten (Fig. 251 B), deren Chromosomenzahl auf das Doppelte der Norm, so bei Strongylocentrotus von 36 auf 72, vermehrt war. „Dann besaßen die Larven dementsprechend viel größere Kerne, als die aus normalen Kontrolleiern (Fig. 251 A), und im Zusammenhang damit viel größere und weniger Zellen. Sie zeigen nur etwa die Hälfte der normalen Mesenchymzellenzahl."

A B

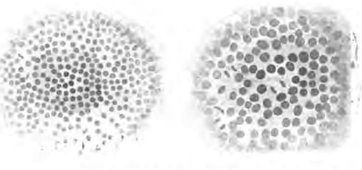


Fig. 251. A **Normale Gastrula von Strongylocentrotus lividus**, vom animalen Pol gesehen. B **Gleichalterige Gastrula von den gleichen Eltern**, nach experimentell erzeugter Verdoppelung der im befruchteten Ei vorhandenen Chromosomenzahl. Nach Boveri.

Wenn endlich in ein Ei zwei Samenkerne eingedrungen sind, von denen nur einer sich mit dem Eikern verbindet, während der andere abseits liegen bleibt und sich für sich weiter entwickelt (siehe Kap. XI), so entstehen Larven, die in einzelnen Körperregionen Kerne von verschiedener Größe einschließen, je nachdem sie vom befruchteten Eikern oder vom zweiten, isoliert entwickelten Samenkern, der natürlich nur Kerne mit der halben Chromosomenzahl liefert, abstammen. Welche Kontraste hierbei entstehen können, hat Boveri an einer Figur (Fig. 252) gezeigt, welche ein Stück der Wimperschnur eines Pluteus darstellt, der aus einem doppelt befruchteten Ei hervorgegangen ist.

Fig. 252. **Ein Stück der Wimperschnur eines Pluteus von Strongylocentrotus lividus aus einem doppelt befruchteten Ei.** Nach Boveri.

Boveri zieht hieraus den auch aus den Experimenten von Gerassimow sich ergebenden Schluß, „daß von zwei identischen Eiern, die nur in der Menge ihres Chromatins verschieden sind, nicht dasjenige sich öfter und rascher teilt, das den größeren Kern besitzt, sondern das mit dem kleineren, so daß also die entstehenden Larven nicht nur durch die

Digitized by Google

verschiedene Kerngröße, sondern ebenso dadurch charakterisiert sind, daß die kleinkernigen auf genau dem gleichen Entwicklungsstadium und bei gleichem Alter mehr Zellen besitzen als die großkernigen. Der Grund für diese bestimmte Erscheinung liegt offenbar darin, daß ein Größenverhältnis von Kern und Protoplasma, R. Hertwigs Kernplasmarelation, angestrebt wird, und daß dieses Verhältnis bei der Unfähigkeit des abnorm kleinen Kerns, sich über seine ursprüngliche Anlage hinaus zu vergrößern, nur dadurch erreicht werden kann, daß sich das Protoplasma durch öftere Teilung entsprechend verkleinert." Das Umgekehrte ist der Fall bei abnorm großen Kernen mit vermehrter Chromosomenzahl.

Wenn schon die Abhängigkeit der Größenverhältnisse zwischen Zelle, Kern und Chromosomenbestand in den Experimenten Boveris deutlich zutage tritt, so bieten doch einen noch viel schlagenderen Beweis hierfür die Radiumexperimente, welche von Oscar, Günther und Paula Hertwig an Amphibieneiern ausgeführt worden sind. Wie schon auf p. 237 gezeigt wurde, ist die Radiumbestrahlung gleichsam ein Reagens, welches auf das Chromatin einwirkt und es so schädigt, daß es die Fähigkeit, sich zu vermehren, verliert. Auf diese Weise kann der Experimentator durch energische Bestrahlung der Samenfäden, die uns in Kap. XII noch weiter beschäftigen wird, den in das Ei eingedrungenen Samenkern aus dem Entwicklungsprozeß vollständig ausschalten. Trotzdem entwickeln sich solche Eier, jetzt freilich auf parthenogenetischer Grundlage (siehe später) noch weiter. Ihre Kerne stammen dann aber allein vom Eikern ab und liefern infolgedessen karyokinetische Figuren mit der halben Zahl von Chromosomen, also mit 12 anstatt der für Amphibien normalen Zahl von 24. Namentlich die an Tritoneiern ausgeführten Experimente sind wertvoll und überzeugend wegen der im Vergleich mit den meisten anderen Amphibien viel bedeutenderen Größe der Kerne und ihrer Chromosomen. Da die Larven trotz intensivster Bestrahlung des zur Befruchtung verwandten Samens sich bis zum Alter von 4 Wochen züchten lassen, sind sie schon sehr weit entwickelt, besitzen schon vollständig ausgebildete Extremitäten und am Schwanz einen breiten, durchsichtigen Flossensaum, der sich abtrennen und nach Färbung zu Balsampräparaten verwenden läßt (Fig. 266).

Fig. 253. **Mutterstern einer haploidkernigen Tritonlarve.**

Der Flossensaum ist aber das günstigste, schon von Flemming viel benutzte Objekt zum Studium der Kernteilungsfiguren, die sich hie und da in den großen, flachen Epidermiszellen zerstreut finden. Bei geeigneter Lage der Muttersterne (Monaster) kann hier mit Sicherheit festgestellt werden, daß die Zahl der Chromosomen nur 12 beträgt (Fig. 253). Es erklärt sich diese für eine somatische Zelle auf die Hälfte reduzierte, also haploide Zahl in unseren Experimenten leicht daraus, daß die bei der Eiteilung sich vermehrenden Kerne nach Ausschaltung des radiumbestrahlten Samenkerns nur aus der weiblichen Chromosomengarnitur bestehen.

Der haploide Kernzustand macht sich dann ferner auch in einer entsprechenden Verkleinerung sowohl des bläschenförmigen Kerns als auch der ganzen Zelle bemerkbar. Am schönsten sind diese Wechselbeziehungen an den roten kernhaltigen Blutkörperchen der Tritonen nachzuweisen, wie ein Blick auf ihre bei gleicher Vergrößerung auf-

genommenen Abbildungen lehrt. Fig. 254 A stellt einige normale, diploidkernige, B einige haploidkernige, kleinere, ovale Blutkörperchen dar. Das gleiche gilt aber auch für die Kerne von anderen Gewebszellen, von Leber-, Nerven-, Gallertzellen, quergestreiften Muskelfasern etc. Zu demselben Ergebnis führen Kernmessungen bei Frosch- und Krötenlarven, die bei entsprechenden Experimenten gezüchtet worden sind (GÜNTHER und PAULA HERTWIG).

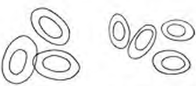


Fig. 254 A und B. **Rote Blutkörperchen, A einer normalen** (Fig. 267), **B einer haploidkernigen Tritonlarve** (Fig. 266).

Vom Zahlengesetz abweichende Chromosomenzahlen können auch noch aus manchen anderen Ursachen hervorgerufen werden. Bei der viel untersuchten Ascaris megalocephala sind hierüber die meisten Erfahrungen gesammelt worden.

Von diesem Eingeweidewurm kommen oft in demselben Wirtstier zwei Varietäten, Ascaris megalocephala bivalens und univalens, nebeneinander vor; die eine von ihnen besitzt in den Kernen der Geschlechtszellen zwei Chromosomen, die andere nur ein einziges. Mehrfach sind zwischen beiden Bastardbefruchtungen von HERLA und ZOJA beobachtet worden, und dabei konnte festgestellt werden, daß die Embryonalzellen der Bastardlarven bei der Karyokinese anstatt der für Ascaris megalocephala bivalens resp. univalens typischen Zahl von vier resp. zwei Chromosomen die anormale Dreizahl darboten (Fig. 255).

Die gleiche Zahlenveränderung kann aber auch die Folge einer anderen Störung im Entwicklungsverlauf sein. Es kann, wie von BOVERI und HERLA ermittelt worden ist, die Ausbildung einer Polzelle unterbleiben und infolgedessen das reife Ei die doppelte Chromosomenzahl wie gewöhnlich besitzen, also bei Ascaris megalocephala univalens 2, bei Ascaris megalocephala bivalens 4. Wenn jetzt die normale Befruchtung geschieht, so erhält das befruchtete Ei im ersten Fall 3, im zweiten 6 Chromosomen, ein Verhältnis, das in der Folgezeit in allen Embryonalzellen wiederkehrt.

Fig. 255. **Zweigeteiltes Ei von Ascaris megalocephala bivalens**, das durch einen Samenkörper von Asc. meg. univalens befruchtet worden ist und daher Kerne mit 3 Chromosomen enthält. Aus HERLA, Taf. XVII, Fig. 44.

Fig. 256—261 gibt uns ein Beispiel nach BOVERI für Ascaris megalocephala univalens, Fig. 262 ein Beispiel nach HERLA für bivalens. In letzterem Falle kann übrigens auch die Sechszahl auf einem anderen Wege, nämlich durch Befruchtung eines normalen Eies durch zwei Samenkörper, verursacht werden.

Embryonalzellen mit einer noch höheren Chromosomenzahl können endlich bei Ascaris auch noch dadurch zustande kommen, daß durch abnorme Eingriffe zwei oder mehr Eier zur Verschmelzung zu einem Riesenei gebracht werden, welches außer den mehrfachen Eikernen infolge der Befruchtung zwei oder mehr Samenkerne einschließt. So teilt ZUR STRASSEN

Digitized by Google

Befunde von Doppeleiern der Ascaris megalocephala bivalens mit, die von zwei Samenelementen befruchtet worden sind und in deren Kernen bei der Mitose 8 Chromosomen gezählt werden konnten (Fig. 263).

Fig. 256.

Fig. 257.

Fig. 258.

Fig. 259.

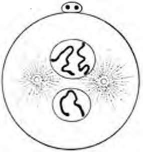


Fig. 260.

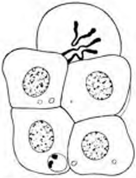


Fig. 261.

Fig. 256—261. **Abnormale Eireifung von Ascaris megalocephala univalens,** in deren Folge nur eine Polzelle gebildet wird (Fig. 256—258) und der Eikern (Fig. 259) anstatt eines Chromosoms deren zwei enthält. Infolge der Befruchtung entstehen Kerne mit 3 Chromosomen (Fig. 259). Das abnorme Zahlenverhältnis macht sich auch bei der weiteren Entwicklung an den Kernen der Embryonen bemerkbar (Fig. 260 und 261).

Fig. 262.

Fig. 263.

Fig. 262. **Ei von Ascaris megalocephala bivalens,** das nur einen Richtungskörper gebildet hat und daher einen Eikern mit 4 Chromosomen und 2 weitere Chromosomen vom Samenkern besitzt, so daß die Aequatorialplatte bei der Karyokinese 6 Chromosomen zählt. Nach Herla, Taf. XVII, Fig. 54.

Fig. 263. **Aequatorialplatte eines doppelt befruchteten und aus Verschmelzung zweier Eier entstandenen Doppeleies von Ascaris megalocephala bivalens** mit 8 Chromosomen, die aus Verschmelzung von 2 Ei- und von 2 Samenkernen herrühren. Nach zur Strassen, Taf. XVI, Fig. 11a.

Digitized by Google

In seiner Arbeit „Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl“ berichtet WINKLER, daß es ihm gelungen ist, somatische Zellen von Solanum nigrum durch Pfropfung zur Verschmelzung zu bringen und diese dann zur Erzeugung eines neuen Individuums auf dem Wege der Adventivsproßbildung zu veranlassen. Es entstanden so tetraploidkernige Pflanzen, die sich von der diploidkernigen Mutterform durch deutlichen Riesenwuchs auszeichneten.

Ein anderes Verfahren übten durch experimentelle Aposporie EL. und EM. MARCHAL aus; sie unterdrückten die Reduktion und züchteten, an Stelle der normalen haploiden, diploide und tetraploide Moospflänzchen.

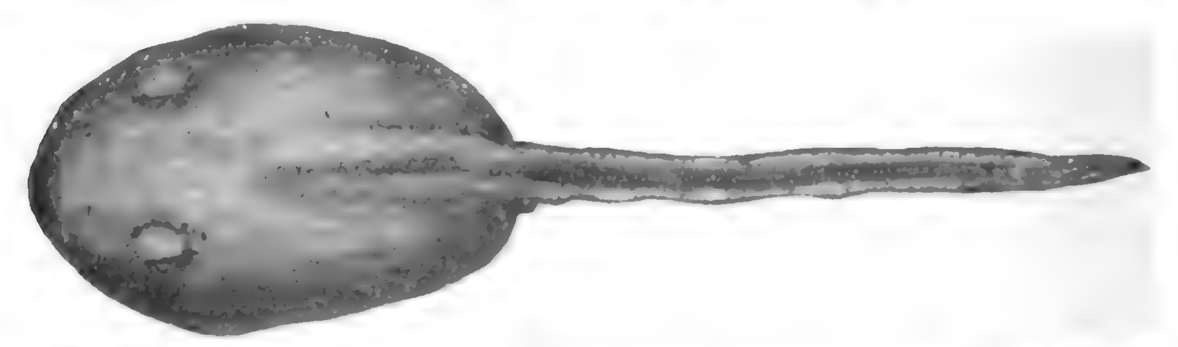


Fig. 264. **28 Tage alte normale Krötenlarve (Bufo vulgaris).** Nach GÜNTHER HERTWIG.

Aber nicht nur im Experiment, sondern auch scheinbar spontan, als sogenannte Mutation, kommen solche Vermehrungen der Chromosomenzahlen über die Norm vor. Wahrscheinlich unterbleibt in ganz vereinzelten Fällen aus Ursachen, die wir noch nicht klar übersehen, die normale Reduktion der Chromosomenzahl in den reifenden Geschlechtszellen. Je nachdem nun ein solches diploidkerniges Ei mit einem normalen, haploidkernigen oder aber mit einem ebenfalls unreduzierten diploiden Spermium befruchtet wird, entstehen triploide oder tetraploide Varietäten. Solche sind in den letzten Jahren sowohl von Botanikern als auch Zoologen mehrfach beschrieben worden; so eine triploide oder semigigas Form mit 21 Chromosomen und eine tetraploide oder gigas Form mit 28 Chromosomen bei Oenothera Lamarckiana, die selbst nur 14 Chromosomen besitzt (GATES, DE VRIES, LUTZ).

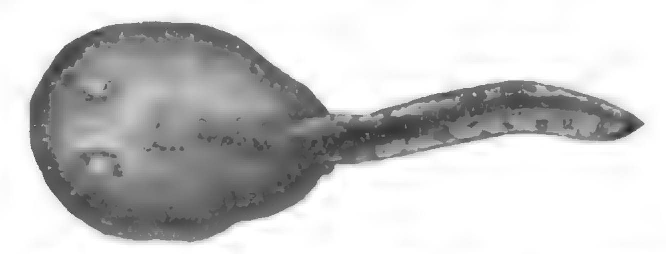


Fig. 265. **28 Tage alte Krötenlarve,** gezüchtet aus einem Ei von Bufo vulg., das durch Samen von Rana fusca befruchtet wurde, nachdem dieses intensiv mit Radium bestrahlt worden war. Nach GÜNTHER HERTWIG.

Ebenso unterscheiden sich, wie TISCHLER festgestellt hat, die einzelnen Rassen der Eßbanane, Musa sapientum, als var. univalens, bivalens und trivalens, von denen die erste 16, die zweite 32 und die dritte 48 Chromosomen in ihren Kernen führt. Ebenso existiert bei der Primel eine gigas Form mit der tetraploiden Chromosomenzahl (GREGORY, KEEBLE).

Bei Tieren haben G. und P. HERTWIG das Vorkommen triploider Froschlarven beschrieben. Nach den Angaben von ARTOM besitzt Artemia salina bivalens doppelt so viel Chromosomen als Artemia salina univalens.

Allen diesen tetraploiden Individuen ist es eigentümlich, daß nicht nur entsprechend dem verdoppelten Kernvolumen die Größe ihrer Zellen zugenommen hat, sondern daß damit auch eine vermehrte Körpergröße Hand in Hand geht, der sie ja auch den Beinamen gigas verdanken. Interessant ist es nun, daß, wie eine Vermehrung der Chromosomenzahl zu einer Art Riesenwuchs, umgekehrt eine Verminderung der Chromosomenzahl zur Ausbildung zwerghafter Individuen führt, eine Erscheinung, auf die zuerst G. Hertwig aufmerksam gemacht hat. Sehr schön ist dieser Zwergwuchs an einer parthenogenetischen haploidkernigen Krötenlarve (Fig. 265) und einer haploidkernigen Tritonlarve (Fig. 266) zu sehen, die im Alter von 4 Wochen mit gleichaltrigen normalen Kontrollarven (Fig. 264 und 267) abgebildet sind.

Fig. 266.

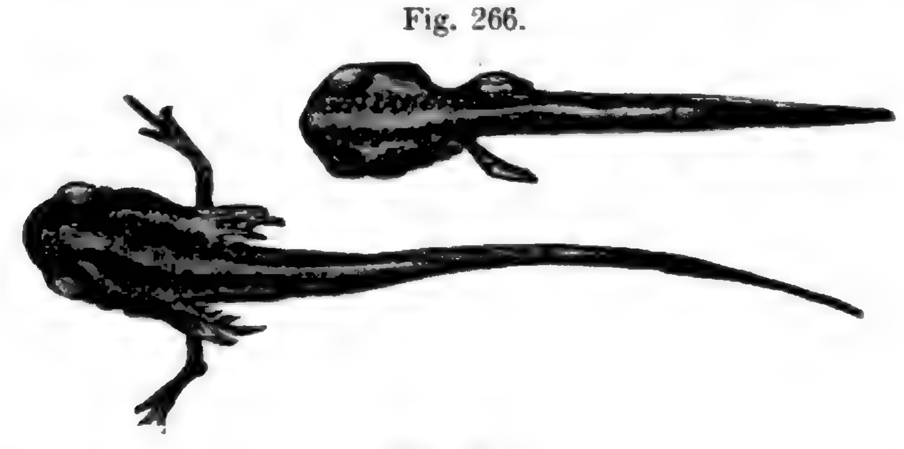


Fig. 267.

Fig. 266. **27 Tage alte Tritonzwerglarve**, gezüchtet aus einem Ei von Triton vulg., das mit Samen von Salamandra maculata befruchtet wurde, nachdem dieser zwischen zwei sehr starken Mesothoriumpräparaten intensiv bestrahlt worden war. Nach Oscar Hertwig.

Fig. 267. **27 Tage alte normale Larve von Triton vulgaris.** Nach Oscar Hertwig.

Alle hier angeführten Fälle von Abänderungen in der normalen Chromosomenzahl sind für die Zahlenkonstanz der Chromosomen insofern besonders wichtig, weil alle Tochterkerne, die im Laufe der Embryonalentwicklung aus einer Mutterzelle mit veränderter Chromosomenzahl hervorgehen, den veränderten Charakter nicht wieder verlieren. Die Zelle besitzt offenbar nicht das Vermögen, die eingetretene Störung in der Chromatinverteilung nachträglich wieder zu regulieren.

ELFTES KAPITEL.

Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung.

Die im achten Kapitel besprochene Fortpflanzung der Zellen auf dem Wege der Teilung scheint, wenigstens für die Mehrzahl der Organismen, keine in sich unbegrenzte zu sein; der Vermehrungsprozeß kommt nach kürzeren oder längeren Zwischenräumen zu einem Stillstand, wenn er nicht durch Vorkehrungen, die man unter dem Namen der Befruchtung zusammenfassen kann, wieder von neuem angefacht wird. Nur die allerniedrigsten Organismen, wie die Spaltpilze, scheinen sich allein durch fortgesetzte Teilung in das Unbegrenzte vermehren zu können; dagegen kann für den größten Teil des Pflanzen- und Tierreichs das allgemeine Gesetz aufgestellt werden, daß nach einer längeren oder kürzeren Periode der Vermehrung durch Zellteilung eine Periode eintritt, in welcher zwei Zellen verschiedener Herkunft untereinander verschmelzen müssen, und daß das Verschmelzungsprodukt erst wieder einen Elementarorganismus liefert, der den Ausgang für eine neue Periode der Vermehrung durch Teilung bildet.

Infolgedessen gestaltet sich die Vermehrung der Elementarorganismen und damit das Leben selbst zu einem zyklischen Prozesse. Nachdem Generationen von Zellen durch Teilung entstanden sind, führt der Kreislauf des Lebens immer wieder zu demselben Ausgangspunkt zurück, daß sich zwei Zellen im Befruchtungsakt vereinigen und zum Anfang einer neuen Generationsreihe werden. Derartige Zyklen nennt man Zeugungskreise. Sie treten uns im ganzen Organismenreich in den mannigfachsten Formen entgegen.

Bei den Einzelligen z. B. besteht der Zeugungskreis aus zahlreichen, unter Umständen nach Tausenden zählenden, einzellebenden Individuen. Der befruchtete Elementarorganismus vermehrt sich durch wiederholt eintretende Teilungen in Nachkommen, die der Befruchtung nicht bedürfen, bis ein Zeitpunkt eintritt, wo ein neuer Zeugungsakt zwischen den ungeschlechtlich entstandenen Generationen stattfindet. Am genauesten hat man diese Verhältnisse bisher bei den Infusorien untersucht. So hat MAUPAS (XI 1889, p. 407) bei einer Infusorienart, bei Leucophrys patula, durch zahlreiche Experimente festgestellt, daß erst nach 300 Generationen, die aus einem befruchteten Individuum durch Teilung hervorgegangen sind, der Zeugungskreis abgeschlossen wird, indem die Nachkommen erst jetzt wieder die Neigung und Fähigkeit zur geschlechtlichen Konjugation zeigen. Bei Onychodromus grandis tritt dieser Zustand schon etwa nach der 140. Generation und bei Stylonichia pustulata nach der 130. Generation ein.

Bei vielzelligen Organismen bleiben die Zellen, die aus dem befruchteten Ei durch Teilung ihren Ursprung nehmen, vereint, um einen

Digitized by Google

Zellenstaat oder ein organisches Individuum höherer Ordnung zu bilden. Sie lassen sich von dem allgemeinen Gesichtspunkt aus, von dem wir hier die Sexualfrage behandeln, der Gesamtheit der Zellindividuen vergleichen, die nach der Kopulation aus einem Mutterinfusor durch vielmals wiederholte Teilungen entstanden sind. Der Zeugungskreis wird wieder geschlossen, wenn sich im vielzelligen Organismus Geschlechtszellen anlegen und wenn sie durch ihre Vereinigung infolge des Befruchtungsprozesses zum Ausgangspunkt für neue Generationen sich teilender Zellen werden. Die Zeugungskreise können in diesem Falle ein sehr verschiedenes Bild darbieten und zuweilen eine sehr komplizierte Beschaffenheit annehmen.

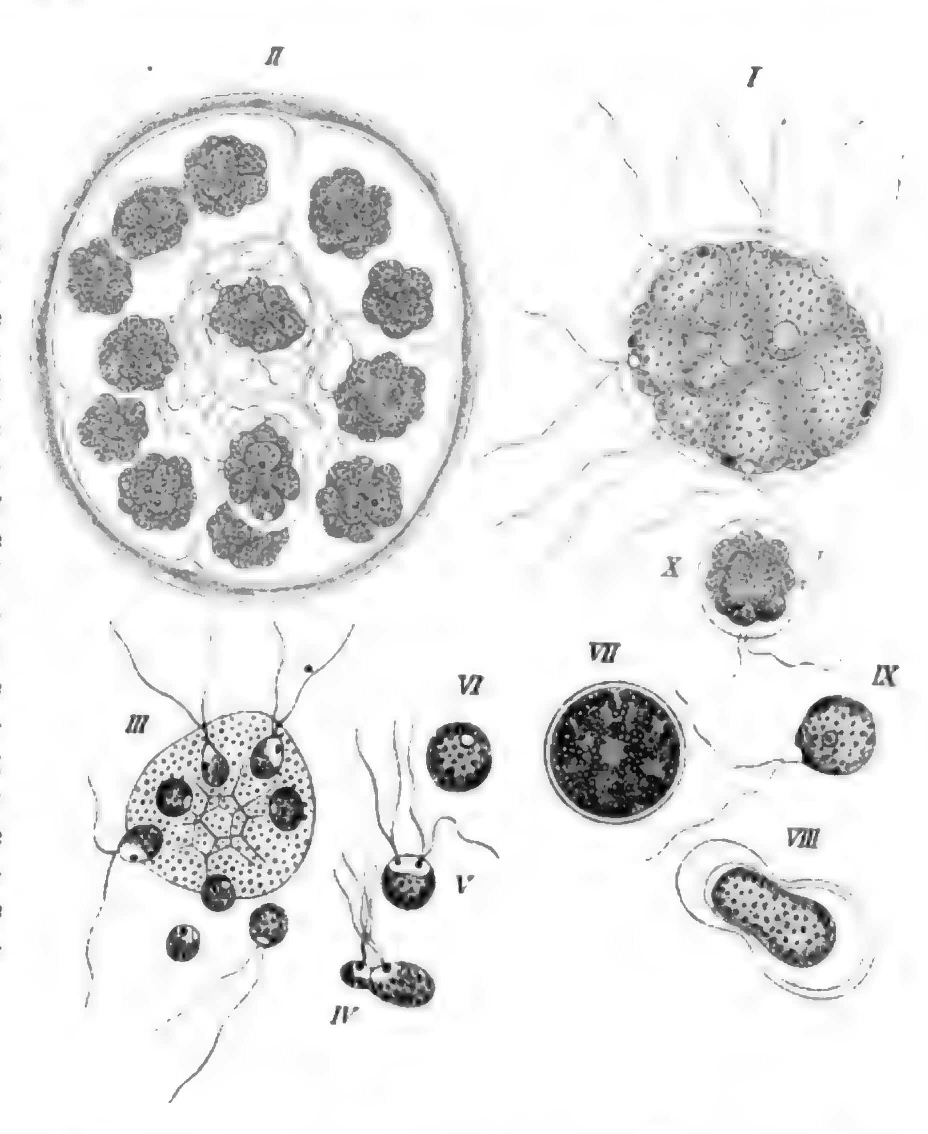


Fig. 268. **Entwicklung von Pandorina Morum.** Nach Pringsheim, aus Sachs. I eine schwärmende Familie; II eine solche in 16 Tochterfamilien geteilt; III eine geschlechtliche Familie, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; IV und V Paarung der Schwärmer; VI eine eben entstandene, VII eine ausgewachsene Zygote; VIII Umbildung des Inhaltes einer Zygote in eine große Schwärmzelle; IX dieselbe frei; X junge Familie aus der letzteren entstanden.

Den einfachsten Fall bieten manche niedere, vielzellige Algen, wie Eudorina, Pandorina etc. Durch wiederholte Teilung der befruchteten Zelle entsteht eine Zellenkolonie (Fig. 268). Nach einer bestimmten Lebensdauer werden alle Zellen zu Geschlechtszellen. Zum Zwecke der Zeugung löst sich der ganze durch Zellteilung entstandene Komplex wieder in seine einzelnen Bestandteile auf, welche zum Ausgang für neue Zeugungskreise dienen.

Die hier zur Geltung kommende Fähigkeit jeder Zelle, den ganzen vielzelligen Organismus wieder zu reproduzieren, hört auf wirksam zu werden, sowie der vielzellige Organismus einen irgendwie höheren Grad von Ausbildung erreicht. Dann sondert sich das aus einem befruchteten

Digitized by Google

Ei abstammende Zellenmaterial, das sich durch Teilung ins Ungemessene vermehrt, in zwei Gruppen, 1) in Zellen, die zum Aufbau der Gewebe und Organe der Pflanze oder des Tieres dienen, und 2) in Zellen, die zur Zeugung bestimmt sind. Infolgedessen bleibt der Organismus, auch wenn er in die Zeit der Geschlechtsreife eingetreten ist, als solcher erhalten; er sondert nur die Geschlechtszellen von sich ab, um sich in neuen Zeugungskreisen zu vervielfältigen, bis er selbst durch Abnutzung seiner Körperzellen oder durch irgendwelche andere Ursachen dem Untergang unterliegt (NUSSBAUM XI 1880, WEISMANN XII 1883, 1885).

In seiner reinsten Form ist ein streng geschlossener Zyklus nur bei den höheren Tieren anzutreffen, bei welchen eine Vervielfältigung der Individuen allein auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung möglich ist. In vielen Abteilungen des Tier- und Pflanzenreichs aber läuft neben der geschlechtlichen noch eine ungeschlechtliche Vermehrung einher. Außer den befruchtungsbedürftigen Zellen lösen sich vom Organismus auch einzelne, der Befruchtung nicht bedürftige Zellen (Sporen, Jungferneier) oder größere Gruppen von solchen ab (Knospen, Sprossen) und geben auf ungeschlechtlichem Wege durch fortgesetzte Teilung neuen Organismen den Ursprung (vegetative Vermehrung). Oder allgemein ausgedrückt, zwischen zwei Befruchtungsakte schieben sich zahlreiche Folgen von Zellteilungen ein, die aber nicht einem einzigen physiologischen Individuum höherer Ordnung angehören, sondern zahlreichen Individuen den Ursprung gegeben haben. Zwei Unterfälle sind hier wieder möglich:

In dem einen Fall ist der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus selbst nicht imstande, Geschlechtszellen zu bilden: er vermehrt sich allein auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospen, durch Sporen oder parthenogenetische Eier. Erst diese oder noch entferntere, auch ungeschlechtlich erzeugte Nachkommen werden geschlechtsreif und erhalten die Fähigkeit zur Ei- und Samenbildung. Man bezeichnet einen solchen Zeugungskreis als einen regelmäßigen Generationswechsel (Hydroidpolypen, Trematoden, Cestoden, Parthenogenese der Aphiden, Daphniden etc.).

Im zweiten Fall vermehrt sich der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus sowohl durch Geschlechtszellen als auch auf ungeschlechtlichem Wege. Die Folge davon ist, daß bei derselben Tier- oder Pflanzenart die einzelnen Zeugungskreise ein verschiedenes Aussehen und einen verschiedenen Umfang gewinnen müssen. Zwischen der ersten und dem Eintritt der zweiten Befruchtung können entweder nur Zellfolgen liegen, welche einem einzigen Individuum angehören, wenn das befruchtete Ei von diesem abstammt, oder es schieben sich Zellfolgen dazwischen, welche sich auf mehrere, unter Umständen sehr zahlreiche Individuen verteilen, indem erst die Eier eines durch Knospung erzeugten Individuums wieder befruchtet werden. Infolgedessen gewinnt hier die Befruchtung den Charakter eines fakultativen, für die Erhaltung der Art nicht durchaus notwendigen Prozesses, wenigstens solange nicht der Beweis geführt ist, daß der vegetativen Vermehrung bestimmte Grenzen gesteckt sind. Ein solcher Beweis aber ist zurzeit für viele Pflanzen nicht zu führen, welche sich durch Reiser, Knollen etc. anscheinend ins Unbegrenzte vermehren lassen.

Wenn wir im Hinblick auf derartige Fälle auch zugeben müssen, daß der Lebensprozeß sich ohne den Akt der Befruchtung einfach durch

Digitized by Google

fortgesetzte Selbstteilung der Zellen endlos fortsetzen kann, so werden wir auf der anderen Seite doch bei der weiten Verbreitung der Befruchtungseinrichtungen im ganzen Organismenreich schließen dürfen, daß es sich hier um fundamentale Fragen des Zellenlebens handelt. In letzter Hinsicht ist die Befruchtung ein celluläres Problem. Wenn wir jetzt zu seinem Studium übergehen, wollen wir es in zwei Abschnitte zerlegen, in die Morphologie und in die Physiologie des Befruchtungsprozesses.

I. Die Morphologie des Befruchtungsprozesses und der mit ihm zusammenhängenden Ei- und Samenreife.

Weit ausgedehnte Untersuchungen, die sich auf fast alle Klassen des Tierreichs, auf zahlreiche Pflanzen und niederste Organismen erstrecken, haben uns eine wunderbare, tiefgehende Uebereinstimmung oft selbst in scheinbar unbedeutenden Einzelheiten der Befruchtungs- und Reifeerscheinungen enthüllt. Daß die biologische Forschung hier im Begriff ist, ein großes allgemeines Naturgesetz zu enthüllen, wird ein kurzer Ueberblick über die wichtigsten Tatsachen, die man bei Tieren, Pflanzen und Protisten entdeckt hat, und die Verwertung dieser Tatsachen zu einigen allgemeinen Schlußfolgerungen lehren.

Das Studium des Befruchtungsprozesses wird durch die Wahl geeigneter Untersuchungsobjekte sehr wesentlich erleichtert. Unter den Tieren sind diejenigen am meisten zu empfehlen, bei denen die Geschlechter getrennt sind, bei denen ferner die reifen Eier klein und durchsichtig sind und vor der Befruchtung in das Wasser abgelegt werden, wo sie mit dem Samen der männlichen Tiere in Berührung kommen. Man kann daher leicht bei ihnen die sog. künstliche Befruchtung ausführen; man verschafft sich dadurch den großen Vorteil, daß man den Augenblick, wo Ei und Samenfaden zusammentreffen, und daher auch den Beginn der mikroskopischen Untersuchung bis auf die Minute genau bestimmen kann. Man bringt also in ein Gefäß reife, dem weiblichen Tiere entweder aus dem Eileiter oder dem Ovarium entnommene Eier, in ein zweites Gefäß reifen Samen eines Männchens und vermischt hierauf beide miteinander, wobei man je nach der Wahl des Objektes noch einige besondere Regeln zu beobachten hat. (Trockene Befruchtung bei Fischen, Zusatz von Wasser bei vielen anderen Tieren.) Sind die Eier sehr klein, so kann die Vermischung der Geschlechtsprodukte auf einem Objektträger in einem Tropfen Wasser vorgenommen und sofort die Beobachtung, nachdem das Präparat mit einem Deckgläschen bedeckt worden ist, bei starker Vergrößerung begonnen werden.

Die „künstliche Befruchtung“ bei Tieren hat zuerst der berühmte italienische Naturforscher, der Abt Spallanzani (1729—1799), ausgeführt und zur wissenschaftlichen Methode ausgebildet. Einem in Paarung begriffenen und darauf vom Männchen getrennten Froschweibchen entnahm er eine Anzahl Eier, betupfte sie einzeln mit dem Samen, den er aus den Samenblasen des Männchen entleert hatte, und brachte sie darauf in ein Gefäß mit Wasser. Er beobachtete an einem Teil der so künstlich befruchteten Eier nach einiger Zeit das Ausschlüpfen der Kaulquappen, während in Kontrollversuchen andere Eier, die nicht mit Samen in Berührung gekommen waren, unentwickelt geblieben waren. Um weiter zu ermitteln, was das befruchtende Prinzip im Samen sei, ob eine flüchtige Substanz, die Aura seminalis, wie früher meist angenommen wurde, oder

Digitized by Google

die Flüssigkeit oder die geformten Körperchen, die Spermatozoen, variierte SPALLANZANI seine Experimente; er filtrierte den mit Wasser verdünnten Froschsamen durch Löschpapier und fand, daß die filtrierte Flüssigkeit keine befruchtende Kraft mehr besitzt, während der Filterrückstand, wenn er auf frische Froscheier gebracht wird, sie zur Entwicklung veranlaßt.

Durch den Erfolg ermutigt, versuchte SPALLANZANI seine Methode auch bei Tieren, die ihre Jungen lebendig gebären, zur Anwendung zu bringen. Er hielt eine Hündin mehrere Wochen in einem Zimmer streng eingeschlossen, und als er Anzeichen der Brunst bei ihr wahrnahm, spritzte er ihr 19 Gran Samen eines Hundes in die Gebärmutter ein; sie wurde noch einige Wochen weiter in Haft gehalten, bis sie 62 Tage nach der künstlichen Befruchtung drei Junge warf.

Seit dem Aufblühen der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen wird die künstliche Befruchtung vielfach geübt, teils zum genaueren Studium des Befruchtungsprozesses, teils um Untersuchungsmaterial für die Entwicklung dieser oder jener Tierart zu gewinnen. Auch für praktische Zwecke kommt sie in den Fischzuchtanstalten in Verwendung. Um die Sterilität bei Frauen zu beseitigen, haben in einigen Fällen Aerzte sich der Methode der künstlichen Befruchtung mit Erfolg bedient, so zuerst der berühmte englische Chirurg HUNTER, später der bekannte amerikanische Gynäkolog MARION SIMS und einige andere. Seit vielen Jahren hat der russische Naturforscher ELIE IWANOFF die künstliche Befruchtung bei Säugetieren zu einem besonderen Spezialstudium gemacht, geleitet von der Möglichkeit eines sich hierbei ergebenden Nutzens für die Zucht der Haussäugetiere.

Endlich ist die Methode der künstlichen Befruchtung von der größten Bedeutung für die Gewinnung tierischer und pflanzlicher Bastarde und für das wissenschaftliche Studium der Kreuzbefruchtung (Bastardierung) geworden. (Man vergleiche den späteren Abschnitt hierüber.)

1. Die Befruchtung und Reifung der Geschlechtszellen im Tierreich.

A. Die Befruchtung des Eies.

Die klassischen Objekte für das Studium der Befruchtungsvorgänge sind die Eier der Echinodermen (HERTWIG VIII 1875—1878, FOL VIII 1877) und die Eier von Ascaris megalocephala (VAN BENEDEN VIII 1883, 1887, BOVERI VIII 1887, 1888 etc.). Beide ergänzen sich gegenseitig, indem einzelne Phasen des Prozesses an dem einen Objekt leichter als an dem anderen haben festgestellt werden können und dementsprechende Aufklärung gebracht haben.

a) Echinodermeneier.

Bei den meisten Echinodermen werden die sehr kleinen, durchsichtigen Eier in völlig reifem Zustand in das Meerwasser abgelegt, nachdem sie bereits die Polzellen (s. p. 254), auf welche wir später noch einmal zurückkommen werden, gebildet und einen kleinen Eikern erhalten haben. Sie sind nur von einer weichen, für die Samenfäden leicht durchgängigen Gallerthülle umgeben (Fig. 270 A).

Die Samenfäden (Fig. 269) sind sehr klein und bestehen, wie es bei den meisten Tieren der Fall ist, 1) aus einem einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf *k*, 2) aus einem darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals *m*, und 3) aus einem feinen, kontraktilen Faden. Der Kopf enthält das Chromatin des Kerns, das Mittelstück enthält

Digitized by Google

das Zentriol, der Faden ist umgewandeltes Protoplasma, einer Geißel vergleichbar.

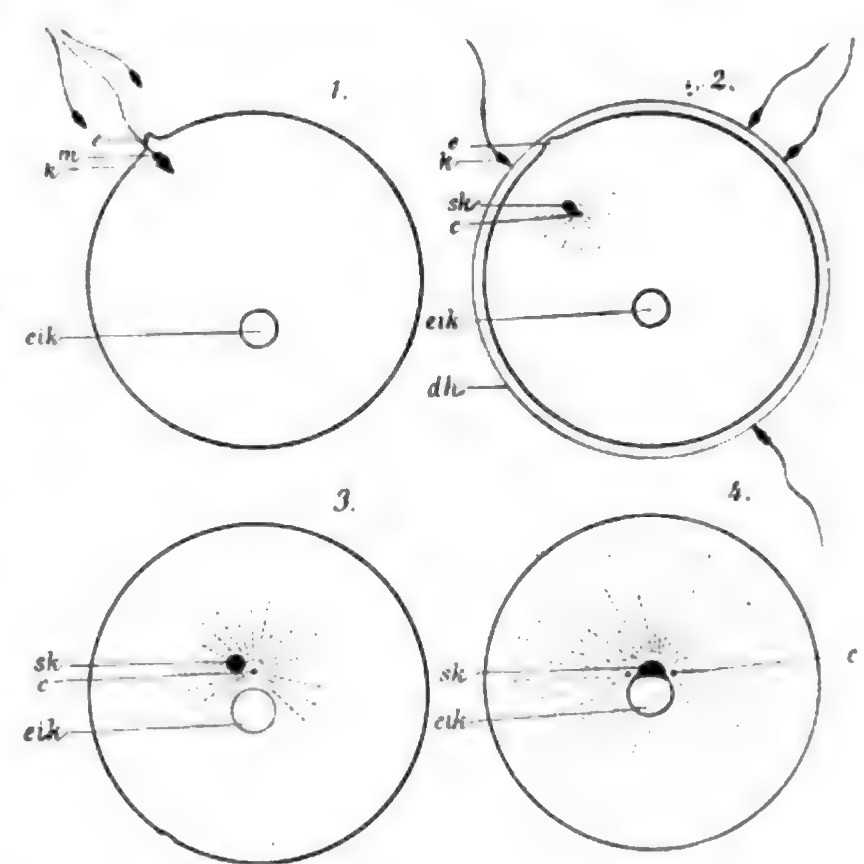


Fig. 269. **Schema über den Befruchtungsprozeß des Eies von Toxopneustes.** Nach HERTWIG. 1 Das reife Ei im Moment der Befruchtung mit Eikern (*eik*) und Empfängnishügel. Am eingedrungenen Samenfaden ist der Kopf (*k*), das Mittelstück (*m*) und der Endfaden zu unterscheiden. 2—4 Drei Stadien in der Annäherung von Samen- und Eikern bis zur gegenseitigen Anlagerung, *sk* Samenkern, *eik* Eikern, *c* Zentriol, *dh* Dotterhaut, Empfängnishügel.

Werden im Meerwasser die beiderlei Geschlechtsprodukte miteinander vermischt, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche ge-

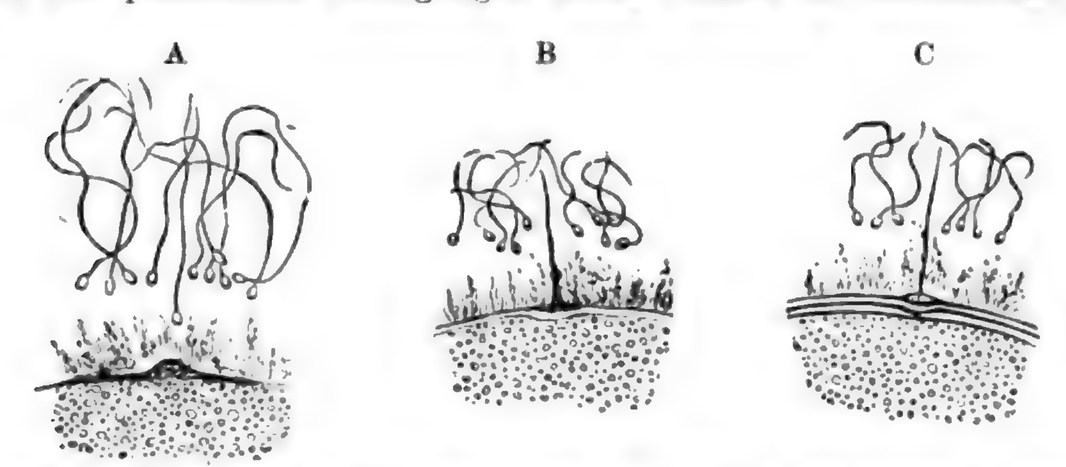


Fig. 270. A, B, C **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis.** Nach FOL. Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In B sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In C ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung ausgebildet.

nähert hat (Fig. 270 A—C und Fig. 269). Wo er mit der Spitze seines Kopfes an das Ei anstößt, erhebt sich das Protoplasma der Eirinde zu einem kleinen Höcker, dem Empfängnishügel (Fig. 269, 1 *e*).

Digitized by Google

Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den peitschenförmigen Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein, welches in diesem Moment, angeregt von dem Reiz, eine feine Membran, die Dotterhaut, an seiner Oberfläche abscheidet (Fig. 270 C und Fig. 269, 2 *dh*) und darauf, wahrscheinlich durch Kontraktion seines Inhalts, etwas Flüssigkeit aus dem Dotter ausspreßt. Infolgedessen bildet sich, vom Empfängnishügel beginnend, ein allmählich größer werdender Zwischenraum zwischen Dotter und Dotterhaut aus. Das Eindringen eines weiteren Samenfadens ist hierdurch unmöglich gemacht.

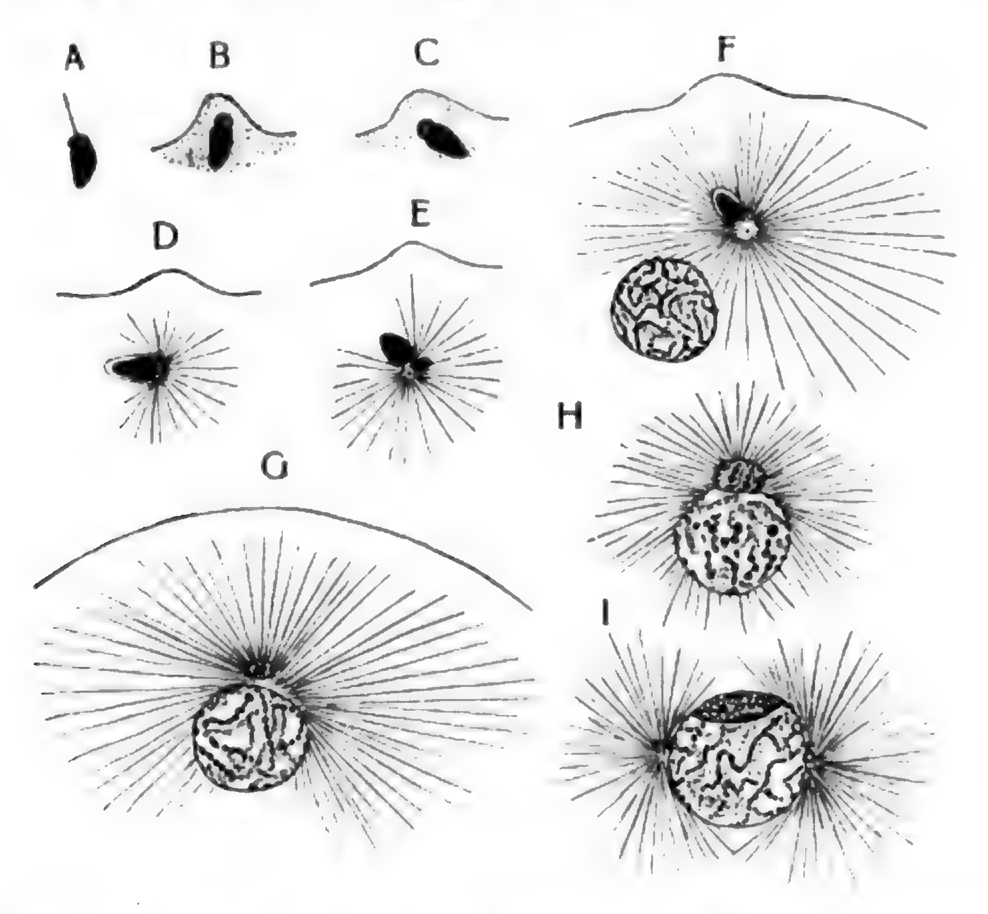


Fig. 271. **Eintritt des Spermatozoenkopfes in das Ei eines Seeigels (Toxopneustes)**, sowie die Rotation und allmähliche Umwandlung desselben und die Vereinigung mit dem Eikern (nach Wilson und Mathews). In B—F ist die Eintrittsstelle als Empfängnishügel noch markiert, B—E Rotieren des Spermatozoenkopfes, F Trennung vom Mittelstück, G—I Vereinigung des kleineren Spermakerns mit dem weit umfangreicheren Eikern.

Der äußeren Kopulation der beiden Zellen schließen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als innerer Befruchtungsakt zusammengefaßt werden können.

Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung; der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 269, 2 *sk*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 271 und 269) zu einem kleinen Bläschen an, das man kurzweg als Samenkern bezeichnen kann. Denn sein wesentlicher Bestandteil ist das Chromatin des Samenfadenkopfes; daher läßt er sich denn auch in Karmin etc. intensiv färben. Unmittelbar vor dem Samenkern, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 269, 2 *c* und 271 F), ist noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich schwer sichtbar machen läßt, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Auf-

Digitized by Google

merksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, daß sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf größere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur, einen Stern, bildet. Das Körperchen leitet sich von dem Mittelstück des Samenfadens und dem Zentrosom der Spermatide ab. Es hat, wie von BOVERI zuerst klargestellt worden ist, beim Befruchtungsprozeß die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Zentrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern.

Daß das Zentrosom bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenkern, erklärt sich daraus, daß unmittelbar, nachdem sich der Samenfaden mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat, sich sein Kopf und Mittelstück zu drehen beginnen (Fig. 271); infolgedessen kommt das Mittelstück mit dem Spermazentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 269, 1—4 und Fig. 272). Ei- und Samenkern ziehen sich

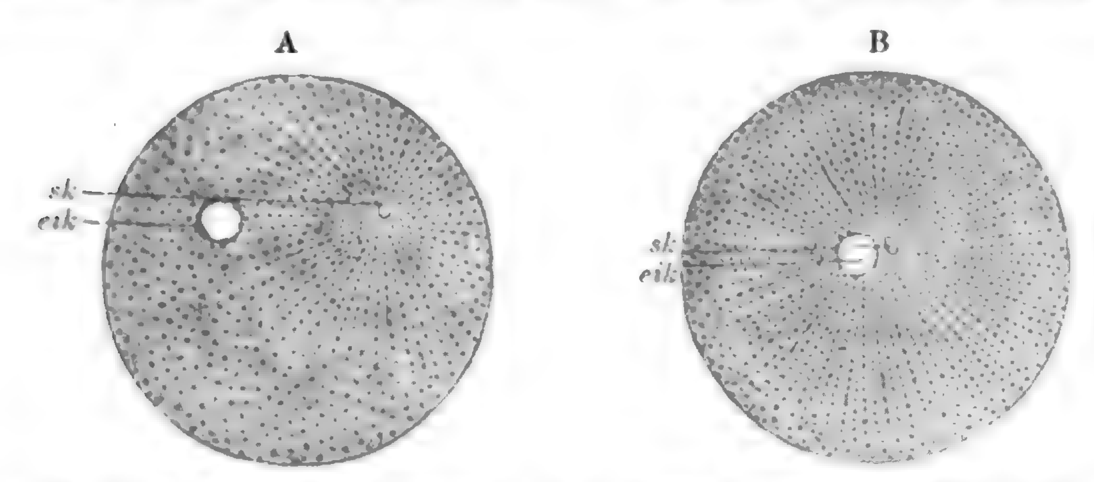


Fig. 272. A und B **Befruchtete Eier eines Seeigels.** O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. A der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*eik*) entgegengerückt. B der Samenkern (*sk*) und der Eikern (*eik*) sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Zentrosom stets voranschreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der größere Eikern (*eik*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach außen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von FOL).

Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern (Fig. 269, 4 und 271 H und I); erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz als eine abgesonderte, körnige, in Farbstoffen sich lebhaft imbibierende Chromatinmasse noch längere Zeit zu erkennen.

b) Ascaris megalocephala.

Einen weiteren Einblick in den Befruchtungsvorgang liefert uns das Ei von Ascaris megalocephala. Hier dringt schon vor der

Digitized by Google

Bildung der Polzellen, welche uns im nächsten Abschnitt beschäftigen wird, der Samenkörper in das Ei ein und kommt schließlich in seine

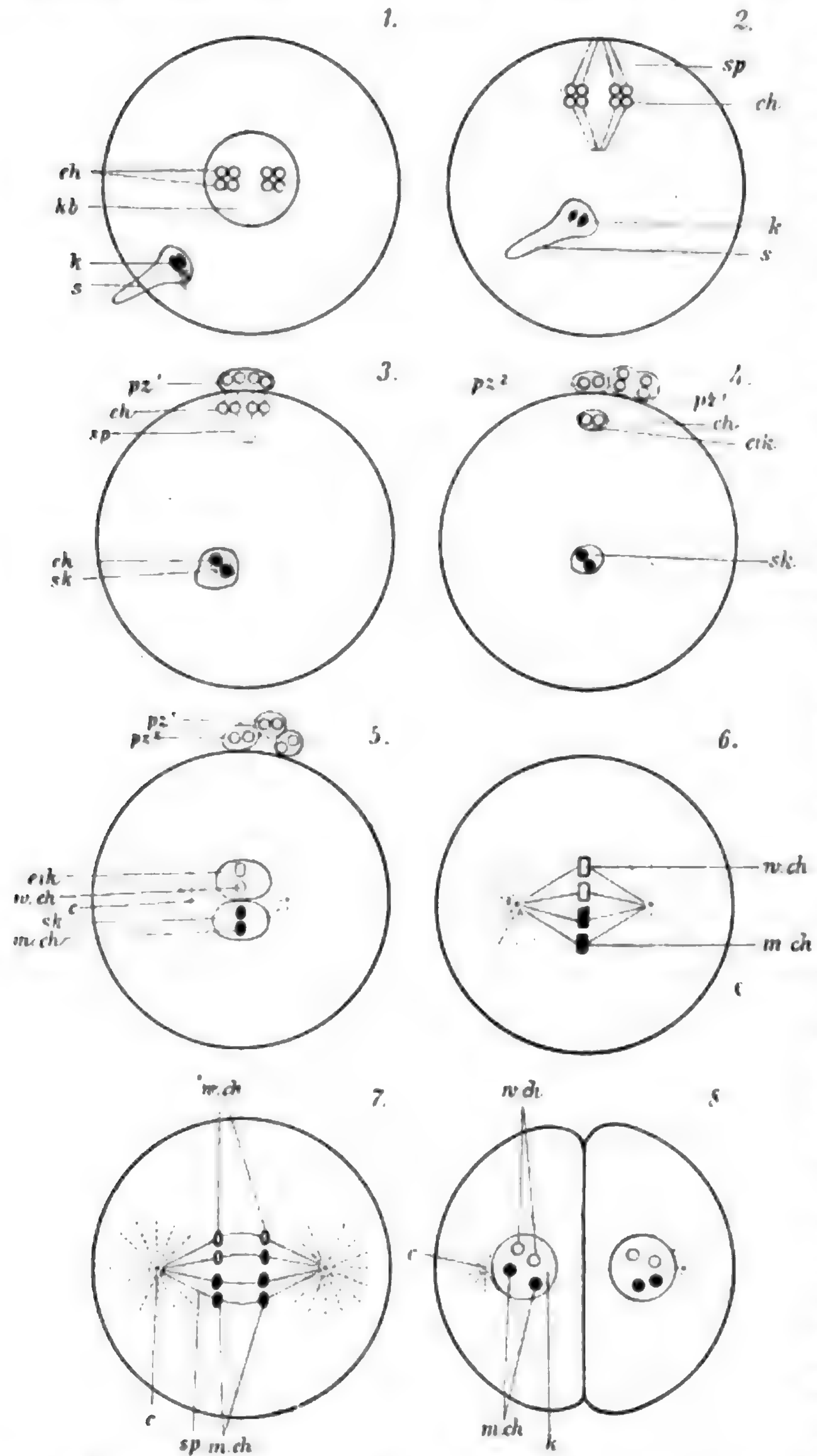


Fig. 273. **8 Stadien vom Befruchtungsprozeß, der Bildung der Polzellen und der ersten Teilung des Eies von Ascaris megaloc. bivalens.** Nach O. HERTWIG.

1. Keimbläschen (*kb*) mit 2 Vierergruppen (Tetraden) von Chromosomen (*ch*), die zur Unterscheidung von den Chromosomen männlicher Herkunft als helle Kreise gezeichnet sind. Samenkörper *s* mit zwei schwarz gezeichneten Chromosomen.

2. Erste Richtungsspindel (*sp*) mit 2 Vierergruppen (*ch*), *s* Samenkörper mit 2 Chromosomen.

3. Bildung der ersten Polzelle (pz^1) und Entfernung von 2 Chromosomen jeder Vierergruppe. Aus dem Samenkörper entsteht der Samenkern (*sk*).

4. Bildung der zweiten Polzelle (pz^2) und des Eikerns (*eik*), der von jeder Dyade der zweiten Polspindel je ein Chromosom (*ch*) erhält.

5. Annäherung von Ei- und Samenkern (*eik*, *sk*), deren Chromosomen zur Unterscheidung als helle und schwarze Kreise (*w. ch* und *m. ch*) dargestellt sind, *c* Zentrosom.

6. Befruchtetes Ei mit erster Teilspindel, deren 4 Chromosomen zur Hälfte (*w. ch*) vom Eikern, zur anderen Hälfte (*m. ch*) vom Samenkern abstammen.

7. Die weiblichen (*w. ch*) und die männlichen Chromosomen von 6. haben sich der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen von Tochterchromosomen auseinander gewichen. *sp* Spindel, *c* Zentrosom.

8. Die beiden Teilhälften des Eies enthalten Tochterkerne, deren vier Chromosomen zur Hälfte vom Eikern (*w. ch*), zur Hälfte vom Samenkern (*m. ch*) abstammen.

Digitized by Google

Mitte zu liegen (Fig. 273 und 277), während das Keimbläschen sich in die Polspindel umwandelt, an die Oberfläche des Dotters emporsteigt und mehreren Polzellen den Ursprung gibt. Aus der Kernsubstanz des eingedrungenen Samenkörpers, sowie aus der Hälfte der zweiten Polspindel (Fig. 273, 4) entwickeln sich zwei bläschenförmige Kerne, der Samen- und der Eikern (Fig. 273, 5). Beide wandern alsdann aufeinander zu, wobei in diesem Fall, umgekehrt wie bei den Echinodermen, der zentral gelegene Kern der männliche, der von der Oberfläche ihm entgegendringende der weibliche ist; beide sind annähernd von gleicher Größe, beide legen sich dicht zusammen, bleiben aber eine Zeitlang getrennt, indem sie in ein kurzes Ruhestadium eintreten. Auch wenn sie sich später zur ersten Teilspindel vorbereiten, erfolgt noch keine Verschmelzung. Infolgedessen und wegen des weiteren Umstandes, daß bei Ascaris megalocephala sich während der Kernteilung nur wenige, beträchtlich große und daher leicht zu zählende Chromosomen anlegen, war van Beneden in der Lage, unseren Einblick in den Befruchtungsvorgang durch folgende fundamentale Entdeckung zu vervollständigen:

Bei der Vorbereitung zur ersten Teilspindel wandelt sich das Chromatin im Ei- und Samenkern, während sie noch voneinander getrennt sind, in einen feinen Faden um, der sich in mehreren Windungen im Kernraum ausbreitet. Jeder Faden wird darauf in zwei gleich große Chromosomen abgeteilt. Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Zentrosomen (Fig. 273, 5 *c* und 277 V) auf, deren Herkunft zu beobachten an diesem Objekt noch nicht geglückt ist. Jetzt verlieren die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Abgrenzung gegen den umgebenden Dotter.

Zwischen beiden Zentrosomen (Fig. 273, 6 und 277 VI), die von einem anfangs schwachen, später deutlich werdenden Strahlensystem umgeben werden, bilden sich Spindelfasern aus, und ordnen sich die durch die Auflösung der zwei Kernblasen frei gewordenen vier Chromosomen so an, daß sie der Mitte der Spindel von außen aufliegen.

Beim Ei vom Pferdespulwurm erfolgt also die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne, welche die Befruchtung abschließt, erst bei der Umbildung zur ersten Teilspindel, zu welcher sie gleichviel beitragen. Der von van Beneden festgestellte, wichtige Fundamentalsatz heißt daher: Die Chromosomen der ersten Teilspindel stammen zur einen Hälfte vom Eikern (die hellen Kügelchen in Fig. 273, 5 und 6), zur anderen Hälfte vom Samenkern (die schwarzen Kügelchen) ab; sie können als männliche und weibliche unterschieden werden. Da nun auch hier, wie sonst bei der Kernteilung, die vier Chromosomen sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Zentrosomen zu auseinanderweichen (Fig. 273, 7), bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um (Fig. 273, 8). Damit ist der unumstößliche Beweis geführt, daß jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprozeß entsteht, genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

Was für Ascaris sichergestellt ist, darf auch als gültig für alle übrigen Tiere betrachtet werden, bei denen der Nachweis schwieriger, zuweilen überhaupt nicht zu führen ist.

Und noch ein anderes, außerordentlich wichtiges Verhältnis ist bei Ascaris megalocephala so leicht und so deutlich, wie sonst nirgendwo im Tierreich, zu erkennen und daher von VAN BENEDEN auch hier zum erstenmal entdeckt worden, nämlich eine höchst bedeutsame Abweichung vom früher (p. 219) besprochenen Zahlengesetz der Chromosomen. Bei Ascaris bivalens ist die Zahl der Mutterchromosomen in den Urkeimzellen ausnahmslos vier; im Ei- und Samenkern dagegen sind stets nur zwei ausgebildet (Fig. 273, 5 und 277 V), mit anderen Worten: ihre Zahl ist auf die Hälfte der für die betreffende Tierart charakteristischen Zahl herabgesetzt oder reduziert. Bei Ascaris megalocephala univalens findet sich mithin in den Geschlechtskernen nur ein einziges Chromosom, was ja die denkbar niedrigste Zahl ist. Aus der früher aufgestellten Tabelle, welche das Zahlengesetz der Chromosomen für eine Reihe von Tieren nachweist, läßt sich dem oben Gesagten zufolge die für Ei- und Samenkern gültige Chromosomenzahl leicht dadurch ermitteln, daß wir die für die Karyokinese der Körperzellen ermittelte Zahl durch den Faktor Zwei dividieren. Wir erhalten so das Zahlengesetz für die Geschlechtskerne.

Zwei Fragen werden sich hier einem jeden unwillkürlich aufdrängen, erstens die Frage, in welcher Weise die Zahl der Chromosomen in den Geschlechtszellen auf die Hälfte der für jede Tierart typischen Zahl reduziert worden ist, und zweitens die Frage, zu welchem Zweck und aus welchem Grunde die Reduktion stattgefunden hat. Auf beide Fragen sind wir, gestützt auf zahlreiche vortreffliche Untersuchungen verschiedener Forscher, imstande, eine im ganzen befriedigende Antwort zu geben durch ein genaueres Studium von Erscheinungen, die ich als den Reifeprozeß der Geschlechtszellen zusammengefaßt habe.

B. Der Reifeprozeß von Ei- und Samenzelle.

Zum Studium auch dieser Verhältnisse ist Ascaris megalocephala wie kaum ein zweites Objekt aus den verschiedensten Gründen, besonders aber deswegen geeignet, weil sich bei ihm ein Vergleich der Ei- und Samenbildung leicht bis ins feinste Detail ausführen läßt.

Bei den Nematoden stellen nämlich die Geschlechtsorgane lange Röhrchen dar, in deren blindem Ende sich die jüngsten Keimzellen finden und sich von dieser Stelle an bis zum Ausführungsgang allmählich zu reifen Geschlechtsprodukten umwandeln derart, daß alle einzelnen Entwicklungsstadien der Reihe nach aufeinanderfolgen. Zweckmäßigerweise unterscheidet man sowohl in der Hoden- wie in der Eierstocksröhre drei Hauptabschnitte, eine Keimzone, eine Wachstums- und eine Reifezone.

In der Keimzone sind beim Hoden die außerordentlich kleinen Ursamenzellen (Spermatogonien, LA VALETTE), beim Eierstock die Ureier (Ovogonien, BOVERI) eingeschlossen; beide sind einander zum Verwechseln ähnlich. Bei ihrer sehr lebhaften Vermehrung entstehen während der Karyokinese aus den Kernen stets vier Mutterchromosomen, wenn es sich um Ascaris megalocephala bivalens handelt, und diese zerfallen dann in zwei Gruppen von vier Tochtersegmenten, die sich auf die Tochterzellen verteilen. Die Zahl der Chromosomen ist also hier noch genau die gleiche, wie bei der befruchteten, in Teilung begriffenen Eizelle.

Beim Uebertritt in die Wachstumszone oder in den zweiten Abschnitt der Geschlechtsröhre hören beiderlei Geschlechtszellen auf, sich weiter zu vermehren, wachsen dagegen, namentlich die Eier, durch

Digitized by Google

Substanzaufnahme zu beträchtlicher Größe heran, erhalten einen sehr ansehnlichen, bläschenförmigen Kern und können jetzt als Ei- und Samenmutterzellen — Ovocyten (Boveri) und Spermatocyten (la Valette) — bezeichnet werden.

Nach diesem Ruhestadium, das längere Zeit währt, gelangen die Eimutterzellen oder Ovocyten, die durch reichliche Dotteransammlung ihre definitive Größe erreicht haben, und ebenso die Spermatocyten, welche an Größe hinter den Eiern erheblich zurückgeblieben sind, in den dritten Abschnitt, die Reife- oder Teilzone; hier machen ihre Kerne die so charakteristischen und wichtigen beiden Reifeteilungen durch. Die Vorbereitung dazu hat schon in der Wachstumszone begonnen.

a) Spermatogenese.

In der Spermatogenese tritt ein Stadium ein, in welchem sich aus der chromatischen Substanz, die zuvor im Kernnetz verteilt war, acht lange gekrümmte Kernfäden hervorbilden, während der Nucleolus in einzelne Stückchen zerfällt und ein Zentrosom an der Außenfläche der Kernmembran wahrnehmbar wird (Fig. 274 I und II). Die Kernfäden

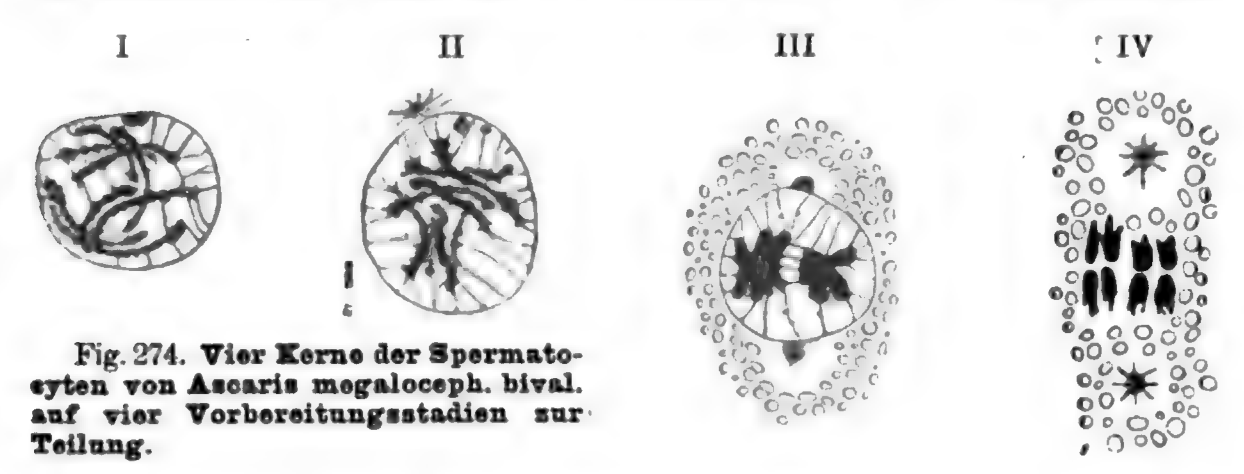


Fig. 274. **Vier Kerne der Spermatocyten von Ascaris megaloceph. bival. auf vier Vorbereitungsstadien zur Teilung.**

liegen häufig zu einem Paar verbunden parallel dicht beieinander, nur durch einen feinen Spalt getrennt, und legen die Deutung nahe, daß sie durch Längsspaltung aus einem Mutterfaden entstanden sind, eine Deutung, die nach allem, was wir von anderen Objekten erfahren haben, als richtig angenommen werden muß. Je zwei Paare von Tochterfäden bilden zusammen eine regelmäßige Gruppe, in welcher das eine Paar das andere in seiner Mitte kreuzt, durch Linin mit ihm fest verbunden ist und eine Figur gibt, welche ich einer achtarmigen Ophiure oder einem Seestern verglichen habe. Feine Lininfäden spannen sich nach allen Richtungen zwischen den beiden Gruppen und von diesen zur Kernmembran aus. Während hierauf die Teilstücke des Nucleolus ganz schwinden, das Zentrosom sich teilt und die Tochterzentrosomen nach entgegengesetzten Punkten des bläschenförmigen Kerns auseinanderrücken (Fig. 274 III und 276, 1) beginnen sich die Kernfäden stark zu verkürzen, dicker zu werden und sich in jeder Gruppe dichter aneinander zu legen. So entstehen die Vierergruppen oder Tetraden von Chromosomen, welche für die Geschlechtszellen so überaus charakteristisch sind.

Wenn jetzt die Metaphase beginnt, löst sich die Kernmembran auf (Fig. 274 IV und Fig. 276, 2); eine Spindel entsteht zwischen den beiden

Digitized by Google

Zentrosomen; in ihre Mitte kommen die zwei Vierergruppen zu liegen und nehmen hier eine solche Stellung ein, daß zwei Chromosomen nach dem einen Zentrosom, zwei nach dem anderen gekehrt sind; dann weichen die entgegengesetzten Chromosomen, die sich mittlerweile noch mehr verkürzt und u-förmig zusammengekrümmt haben, nach den zwei Polen auseinander und können als Dyaden bezeichnet werden (Fig. 275 I und Fig. 276, 3). Die Spermatocyte zerfällt hierauf durch Einschnürung in zwei gleich große Tochterzellen, die Präspermatiden (WALDEYER) (Fig. 275 II und Fig. 276, 4). Während aber noch die Durchschnürung im Gange ist, beginnen schon die Veränderungen, die zur zweiten Teilung führen. Jedes Zentrosom spaltet sich in zwei Hälften, welche, von ihren besonderen Sphären umgeben, parallel zur ersten Teilungsebene nach entgegengesetzten Richtungen auseinander rücken. Die durch Zerlegung der Tetraden herrührenden Dyaden ordnen sich, nachdem die Durchschnürung der Mutterzelle beendet ist, sofort mit Ueberspringung des bläschenförmigen Ruhezustandes zu einer zweiten Kernteilungsfigur an (Fig. 275 III und Fig. 276, 5). In der Mitte einer neugebildeten Spindel

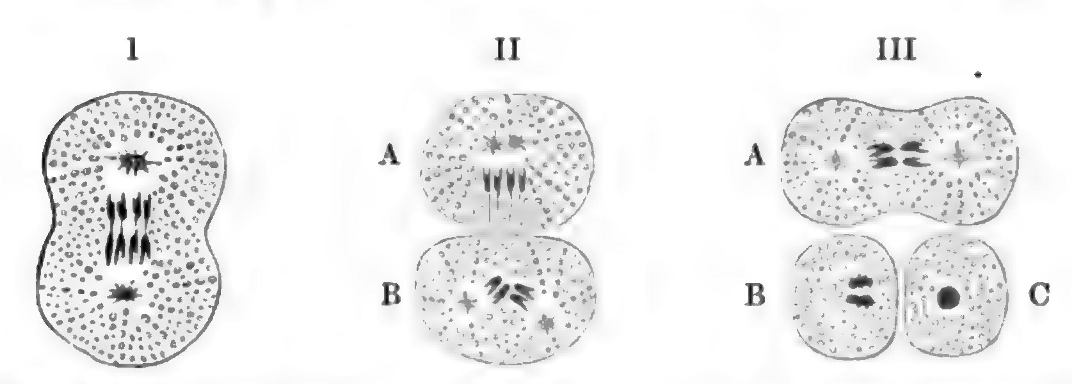


Fig. 275. **Die Entstehung von vier Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens.** I Teilung der Spermatocyte in zwei Präspermatiden. II Die beiden Präspermatiden (A und B) bereiten sich gleich nach der ersten Teilung zu einer zweiten Teilung vor. III Die Präspermatide A teilt sich in zwei Samenzellen (Spermatiden) B und C. Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoen.

sind die Chromosomen der beiden Dyaden nach entgegengesetzten Polen gerichtet. Darauf trennen sie sich und weichen in entgegengesetzten Richtungen auseinander, worauf die zweite Einschnürung beginnt (Fig. 275 III A und Fig. 276, 6). Die Präspermatide ist in zwei Spermatiden (Fig. 275 III B und C) zerlegt worden, welche sich weiterhin in die reifen Samenkörper umwandeln.

Durch den zweimaligen Akt der Reifeteilung sind somit 4 Enkelzellen (Fig. 276, 7 und 8) aus der Samenmutterzelle (Fig. 276, 1) hervorgegangen. Dabei sind die im Kern der letzteren vorbereiteten 8 Chromosomen, die in zwei Vierergruppen zusammengruppiert sind, so verteilt worden, daß jede Enkelzelle nur ihrer 2 erhält, und zwar ein Element von jeder Vierergruppe. Durch die erste Reifeteilung ist die Kernsubstanz der Mutterzelle wie normalerweise halbiert, dann aber gleich durch die zweite Reifeteilung geviertelt worden. Denn während der zwei Reifeteilungen hat ja — und hierauf beruht das Charakteristische derselben — eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Zunahme der Chromosomen auf dem Wege der Längsspaltung nicht stattgefunden. Infolgedessen ist am Schluß des Reifeprozesses sowohl die Zahl der Chromosomen als auch die Masse des Chromatins auf die Hälfte der

Digitized by Google

für jede Tochterzelle typischen Zahl und Masse herabgesetzt oder reduziert worden.

Wenn wir diese Prozesse mit dem Verlauf einer gewöhnlichen Mitose vergleichen, so sind drei unterscheidende Merkmale hervorzuheben.

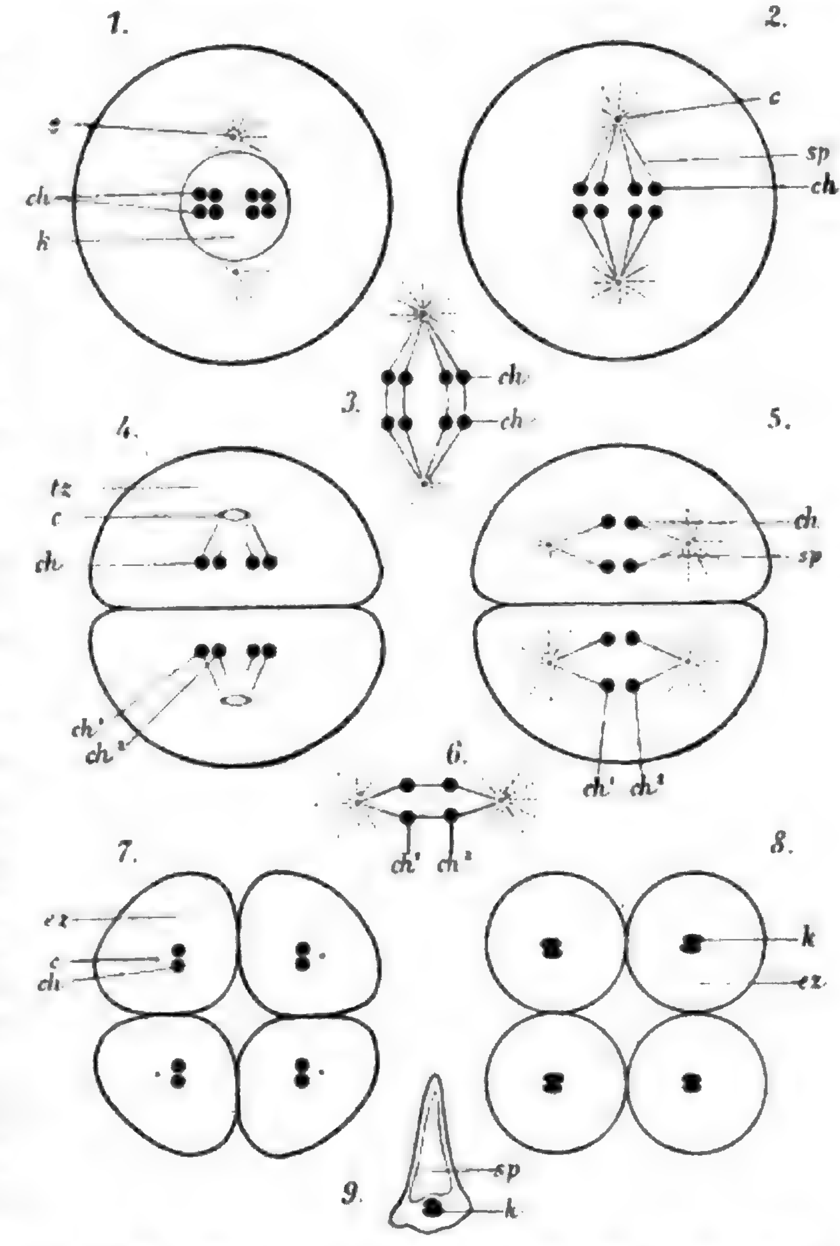


Fig. 276. **Schema der Spermatogenese von Ascaris megaloc. bival.** Nach O. HERTWIG.

Entwicklung der Samenkörper aus der Samenmutterzelle (Spermatocyte).

1. Samenmutterzelle mit zwei Vierergruppen (*ch*) (Tetraden) im Kern (*k*), *c* Zentrosom mit Strahlung.

2. Dieselbe im Teilstadium mit Spindel (*sp*) und zwei Vierergruppen (*ch*).

3. Spindel eines nächstfolgenden Stadiums, auf dem sich jede Tetrade in zwei Chromosomenpaare (Dyaden) gesondert hat.

4. Zwei aus Teilung der Samenmutterzelle entstandene Tochterzellen (*tz*), Präspermatiden WALDEYERS, von denen jede die halbe Spindel mit zwei Chromosomenpaaren (Dyaden) (*ch*) einschließt. Das Zentrosom hat sich wieder in zwei Tochterchromosomen geteilt, zwischen denen sich eine neue kleine Spindel anlegt.

5. Die neue Spindel (*sp*) in jeder Präspermatide hat sich vergrößert und in ihrer Mitte die beiden Chromosomenpaare (*ch*¹ und *ch*²) aufgenommen.

6. An der Spindel haben sich die Chromosomen (*ch*¹ und *ch*²) eines jeden Paares voneinander getrennt und den beiden Spindelpolen genähert.

7. Die beiden Präspermatiden haben sich in vier Enkelzellen (*ez*) der Spermatocyte oder in die vier Spermatiden geteilt. Von diesen birgt jede nur zwei Chromosomen [ein Element von jeder Vierergruppe der Fig. 1 und ein Zentrosom (*c*)].

8. Die zwei Chromosomen der Spermatiden (*ez*) platten sich aneinander ab und bilden schließlich einen kleinen kompakten, kugeligen Kern (*k*).

9. Jede Spermatide wandelt sich in einen Samenkörper (*sp*) von der Form einer Spitzkugel um (*k* = Kern).

Anstatt 4 chromatische Fäden, wie im Kern einer Körper- oder einer Embryonalzelle, sind hier 8 aus dem Chromatinnetz hervorgegangen. Die Verdoppelung der Zahl erklärt sich aus einer sehr früh eingetretenen Längsspaltung, die sich hier schon früh in der Prophase vollzogen hat, während sie sonst erst in der Metaphase erfolgt; wir haben es schon

mit Tochterchromosomen zu tun, deren Zusammengehörigkeit sich noch in ihrer paarweisen Anordnung zu erkennen gibt.

Das zweite Merkmal ist die Zusammenordnung der Chromosomen zu Vierergruppen, eine Anordnung, die für den weiteren Verlauf der nachfolgenden zwei Reifeteilungen offenbar von Wichtigkeit ist. Mit Recht betrachtet sie BOVERI als die mechanische Voraussetzung für die richtige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterzellen und findet hierin ihre genügende Erklärung. Er meint, daß, wenn von einer Anzahl Chromosomen, die sich nicht in Tochterchromosomen spalten, die eine Hälfte an den einen, die andere an den anderen Pol befördert werden soll, dann müßten sie den normalen mitotischen Vorgang sozusagen simulieren, sie müßten sich paarweise zu einer körperlichen Einheit verbinden, welche von dem Spindelapparat wie ein typisches Chromosom, bzw. wie zwei in Bildung begriffene Schwesterelemente, behandelt werden.

Die dritte und wichtigste Eigentümlichkeit endlich ist darin zu suchen, daß Chromosomen einer vorausgegangenen Teilung noch einmal auf zwei Zellen verteilt werden, ohne sich zuvor durch Wachstum zu Mutterchromosomen ausgebildet und der Länge nach in Tochterelemente gespalten zu haben. Nach der verschiedenen Rolle, welche in dieser Hinsicht die Chromosomen bei der Karyokinese spielen, hat WEISMANN eine Aequationsteilung und eine Reduktionsteilung unterschieden.

Bei der Aequationsteilung wird, wie bei der gewöhnlichen Karyokinese, jedes Chromosom der Länge nach gespalten und die Spalthälften werden auf die Tochterzellen verteilt. Mit ROUX kann man in der Längsspaltung des Fadens einen Mechanismus erblicken, das Chromatin, wie schon auf p. 225 besprochen wurde, nach Masse und nach Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten gleich zu teilen. Machen wir die Annahme, daß das Mutterchromosom aus einer einfachen Reihe qualitativ verschiedener Mutterkörner besteht, so würden diese bei der Längsspaltung halbiert und in derselben Zahl und Reihenfolge den Tochterzellen zugeteilt werden.

Bei der Reduktionsteilung dagegen werden die Chromosomen, ohne sich durch Wachstum vergrößert und der Länge nach gespalten zu haben, noch einmal in zwei gleiche Gruppen verteilt. Infolgedessen erhalten die Tochterzellen nur die Hälfte der Chromatinmasse und die halbe Zahl der für den Kern nach dem Zahlengesetz typischen Chromosomenzahl.

b) Ovogenese.

In wesentlich derselben Weise vollzieht sich eine Reduktionsteilung während der Reifung des Eies von Ascaris megalocephala. Der Samenmutterzelle (Spermatocyte) entspricht das unreife Ei oder die Eimutterzelle (Ovocyte). Auch hier entstehen im Keimbläschen 8 in zwei Vierergruppen angeordnete Chromosomen (Fig. 273, 1 und 277 I). Nach Auflösung der Kernmembran bildet sich eine Spindel, deren Mitte sich die beiden Vierergruppen anlagern. Von hier tritt zwischen Spermatogenese (Fig. 276) und Ovogenese (Fig. 273, 277) eine Abweichung ein. Während bei jener die Kernfigur eine zentrale Lage in der Zelle beibehält, steigt sie bei dieser allmählich an die Oberfläche des Dotters empor und beteiligt sich an der Bildung der sogenannten Polzellen, die für das reife Ei charakteristisch sind und schon auf p. 254 als Beispiel für den Prozeß der Zellenknospung ihre Beschreibung gefunden haben.

Digitized by Google

Die Bildung der ersten Polzelle (Fig. 273, 3 und 277 III) entspricht der Teilung der Samenmutterzelle in die beiden Präspermatiden. In beiden Fällen werden die in den zwei Vierergruppen vereinigten Chromosomen auf die Teilprodukte der Zellknospung so verteilt, daß die Eitochterzelle und die erste Polzelle je zwei Paar von Chromosomen oder zwei Dyaden erhalten. Auch bei der Oogenese folgt mit Ueberspringung des Ruhestadiums gleich eine zweite Teilung (Fig. 277 IV). Aus dem Material der in der Eitochterzelle zurückgebliebenen, halben Spindel bildet sich direkt eine zweite volle Spindel aus mit 4 nun paarweise verbundenen Chromosomen oder mit 2 Dyaden. Aus der zweiten Knospung

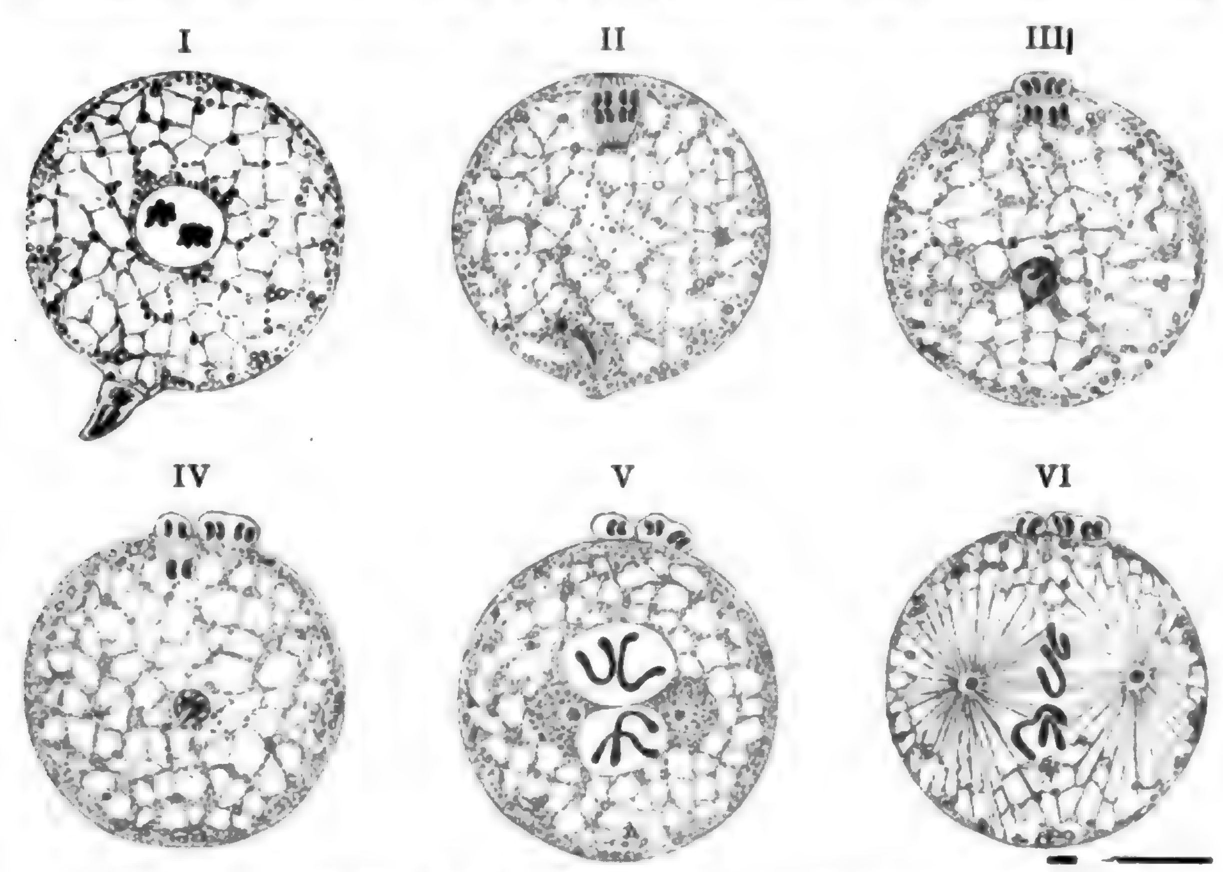


Fig. 277. **Die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala bivalens.** I Ei mit Keimbläschen und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. II Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. III Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. IV Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt hat und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. V Ei mit 2 Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchem sich das Chromatin in je 2 Kernsegmenten angeordnet hat. VI Ei, in welchem sich die Kernspindel mit 4 Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen 2 vom Eikern, 2 vom Samenkern abstammen.

entsteht die zweite Polzelle und das reife Ei (Fig. 273, 4); ein jedes Teilprodukt birgt jetzt nur 2 einzelne Chromosomen, also nur den vierten Teil der im Keimbläschen vorbereiteten Elemente oder nur ein einziges Element von jeder Vierergruppe.

Bei manchen Tieren (Hirudineen, Mollusken etc.) teilt sich gleichzeitig auch die erste Polzelle noch einmal. Wäre dies bei Ascaris megalocephala der Fall, so würden auch aus der Ovocyte, wie es bei der Spermatocyte geschieht, 4 Zellen entstanden sein: das reife Ei (Fig. 278 ei^{3}) und die 3 Polzellen ($pz^{2,3,4}$), von denen eine jede wie das Ei mit 2 einzelnen Chromosomen ausgestattet ist. Es gleichen daher,

Digitized by Google

abgesehen davon, daß die Teilprodukte infolge der Knospung bei der Eireife von so ungleicher Größe sind, die Vorgänge bei der Ovogenese und Spermatogenese einander so vollständig, daß durch sie Licht auf die Bedeutung der Polzellen geworfen wird und sich mit Sicherheit folgende Theorie begründen läßt:

Die Polzellen sind Abortiveier; sie entstehen durch einen letzten Teilungsprozeß aus der Eimutterzelle (Ovocyt) in derselben Weise wie die Samenzellen aus der Samenmutterzelle (Spermatocyt). Während alle Teilprodukte der letzteren als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickelt sich von den vier Teilprodukten der Ovocyte eins zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der übrigen, die sich in rudimentärer Gestalt als Polzellen erhalten.

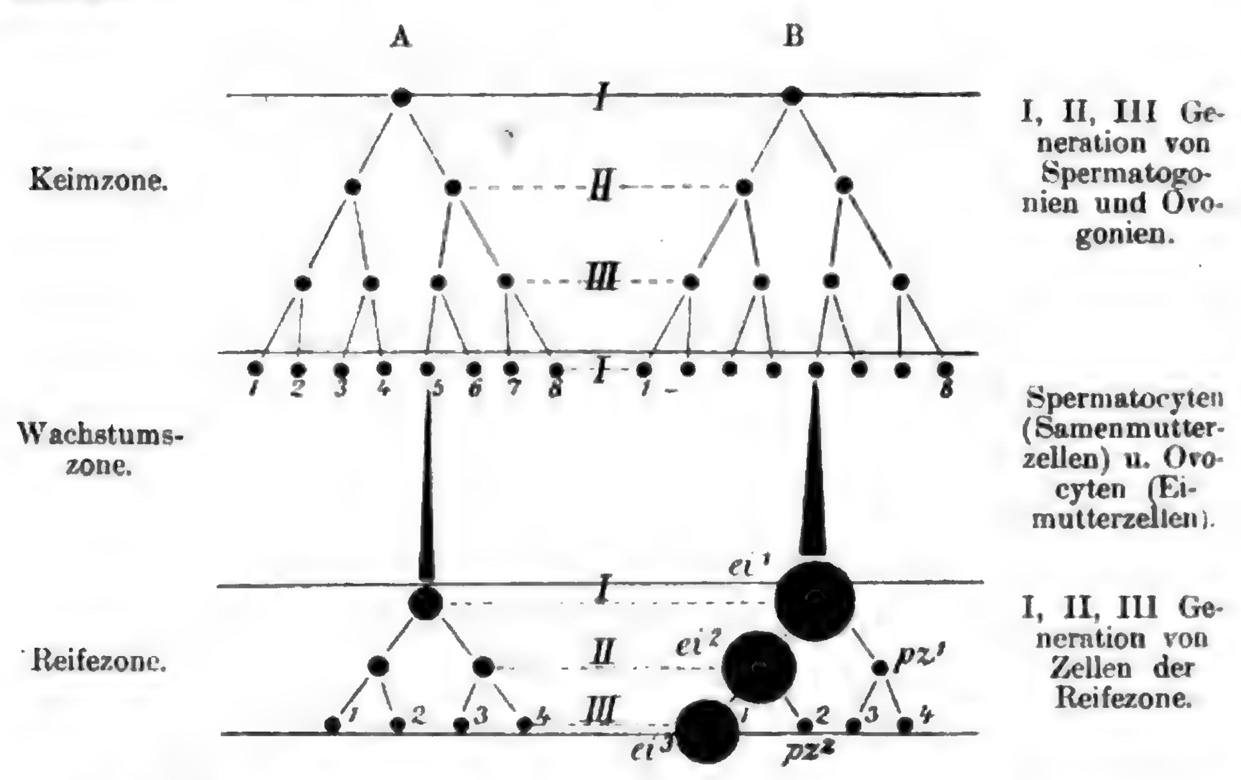


Fig. 278. **Stammbaum der Zellgenerationen**, welche bei der Samenbildung (A) und bei der Eibildung (B) aufeinander folgen, abgeändert nach BOVERI. *ei*[1] unreifes Ei (Eimutterzelle, Ovocyt erster Ordnung) teilt sich in *ei*[2], Ovocyt zweiter Ordnung, und *pz*[1] erste Polzelle. Erstere teilt sich wieder in reifes Ei und *pz*[2] zweite Polzelle, die erste Polzelle (*pz*[1]) kann ebenfalls noch eine weitere Generation (3 und 4) hervorbringen.

Um die wichtigen und interessanten Beziehungen zwischen Ei- und Samenbildung in übersichtlicher Weise zum Ausdruck zu bringen, ist eine graphische Darstellung sehr geeignet, welche zuerst BOVERI angewandt hat und welche ich hier mit geringfügigen Modifikationen wiedergebe.

Man sieht in Fig. 278 in Form von zwei Stammbäumen die Zellengenerationen dargestellt, welche einerseits bei der Samenbildung (A), andererseits bei der Eibildung (B) auseinander hervorgehen. In der Keimzone sind aus der mit der Zahl *I* bezeichneten Ursamenzelle A, der Spermatogonie, und dem Urei B, der Ovogonie, durch rasch sich folgende Teilungen eine zweite (*II*) und eine dritte Generation (*III*) entstanden. Durch abermalige Vermehrung der letzteren haben je 8 Zellen ihren Ursprung genommen, welche in bezug auf ihr Ver-

Digitized by Google

mehrungsvermögen in ein Ruhestadium von längerer Dauer eingetreten sind und daher von jetzt ab mit einem besonderen Namen als Samen- und als Eimutterzellen (Spermatocyt und Ovocyt) bezeichnet werden. Im Ruhestadium (Wachstumszone) beginnen besonders die Eimutterzellen durch beträchtliche Aufnahme von Dottermaterial sich sehr ansehnlich zu vergrößern, was in dem Schema A und B nur für eine der 8 Zellen je durch eine vertikale, von oben nach unten allmählich dicker werdende Linie graphisch dargestellt ist. Die so veränderten Samen- und Eimutterzellen (*I*) treten hierauf in das Reifestadium ein, in welchem sie wieder ihr Teilungsvermögen betätigen und zwei neue Generationen von Zellen (*II* und *III*) hervorbringen. Die letzte Generation sind hier 4 Samenzellen oder Spermatiden, welche sich weiterhin direkt in die Spermatozoen umwandeln; dort sind es die 3 Polzellen (*2, 3, 4*) und ein reifes Ei (*ei*[1]).

c) Theoretische Betrachtungen.

Um die zweite der oben aufgeworfenen Fragen zu beantworten, aus welchem Grunde und zu welchem Zweck eine Reduktion des Chromatins überhaupt stattfinden muß, ist es nötig, sich von dem eigentlichen Wesen des Befruchtungsprozesses eine klare Vorstellung zu bilden. Wir müssen von den Erscheinungen ausgehen, mit welchen wir auf den vorhergehenden Seiten bekannt geworden sind, und müssen bei den Lehren, die sie uns geben, zugleich berücksichtigen, was aus dem Produkt der Befruchtung wird und welche Eigenschaften es uns darbietet. In der ersten Beziehung kann es nun keine Frage sein, daß bei der Befruchtung eine Vereinigung von zwei Zellorganismen stattfindet. Hierbei ist die wichtigste Erscheinung, die am meisten in den Vordergrund tritt, und auf die ich auch bei der Entdeckung des Verlaufes des Befruchtungsprozesses gleich das Hauptgewicht gelegt habe, die Vereinigung zweier Kerne, die von der Ei- und Samenzelle zweier geschlechtlich differenzierter Organismen abstammen, eines Ei- und eines Samenkerns. Und hierbei ist wieder die auffälligste und offenbar wichtigste Tatsache die Vereinigung zweier Chromatinmassen, die in äquivalenten Mengen im Ei- und Samenkern enthalten sind.

Diese Tatsachen sind die sichere morphologische Grundlage des Befruchtungsprozesses. Ziehen wir nun ferner in Betracht, was aus dem Verschmelzungsprodukt von Ei- und Samenzelle im Laufe der weiteren Entwicklung hervorgeht, so lehrt die Erfahrung, daß der geschlechtlich erzeugte Organismus Eigenschaften seiner beiden Erzeuger in sich vereinigt. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung zutage, bei der geschlechtlichen Vereinigung zweier Individuen, die verschiedenen, wenn auch nahe verwandten Tier- und Pflanzenspecies angehören. Denn dann vereinigt der Bastard Eigenschaften zweier Species in eigentümlicher Kombination in sich und ist so gleichsam eine neue Mischspecies zwischen beiden Elternarten geworden. Somit können wir das Wesen der Befruchtung mit Richard Hertwig durch folgenden kurzen Satz definieren: „Die Befruchtung ist die Verschmelzung zweier getrennter Zellorganisationen, des Eies und des Spermatozoons oder, allgemeiner ausgedrückt, einer weiblichen und einer männlichen Geschlechtszelle zu einer kombinierten Zelle, welche die Eigenschaften beider Zellen in sich vereinigt."

Eine Amphimixis hat daher Weismann den Befruchtungsprozeß genannt. Sein Endergebnis hat Huxley durch einen Vergleich (Wilson

I 1900, p. 178) zu veranschaulichen gesucht: „It is conceivable and indeed probable, that every part of the adult contains molecules derived both from the male and from the female parent, and that, regarded as a mass of molecules, the entire organism may be compared to a web, of which the warp is derived from the female and the woof from the male.“

Durch unsere Definition wird der Befruchtungsprozeß auch mit der Lehre von der Vererbung auf das innigste verknüpft. Auch die Vererbungslehre hat, wie in einem späteren Kapitel noch ausführlicher klargelegt werden soll, erst durch das Studium des Befruchtungsprozesses eine sichere morphologische Grundlage gewonnen. Darum besitzen aber auch alle Vorgänge, die sich in den Geschlechtszellen vor und während des Befruchtungsprozesses abspielen, eine fundamentale Bedeutung. Denn es ist die Hoffnung berechtigt, daß von ihnen aus auch auf das Vererbungsproblem Licht fällt.

Als der wichtigste Akt bei der Befruchtung wurde oben die Verschmelzung (Amphimixis) von äquivalenten Chromatinmassen des Ei- und des Samenkerns bezeichnet. Würden nun diese Kerne wie bei gewöhnlichen Körperzellen beschaffen sein, so würden aus der Verschmelzung Produkte hervorgehen müssen, welche die doppelte Chromatinmasse, verteilt auf die doppelte Anzahl von Chromosomen, enthalten. Diesen Charakter müßten aber auch alle Zellkerne zeigen, welche die Nachkommen des Keimkerns sind. Denn wie uns das aus unzähligen Erfahrungen festgestellte Zahlengesetz der Chromosomen gelehrt hat, erhält sich in allen Körperzellen einer Tierart die Zahl der Chromosomen konstant; konstant bleibt auch die Masse des Chromatins, dadurch daß sie vor einer Zellteilung auf das Doppelte heranwächst, dann aber durch die Verteilung auf zwei Tochterzellen wieder halbiert wird. Jede geschlechtlich erzeugte Generation würde sich daher von der Elterngeneration durch Kerne mit der doppelten Chromosomenzahl und dem doppelten Chromatingehalt unterscheiden müssen. Mithin würden in der Reihe der geschlechtlich erzeugten Generationen Zellkerne entstehen, die 2, 4, 8, 16 bis x mal soviel Chromatin und Chromosomen in jeder folgenden Generation besitzen als in der zum Ausgangspunkt genommenen ersten. Es würde mit anderen Worten infolge des Befruchtungsprozesses eine Summation von Kernsubstanzen in der Aufeinanderfolge geschlechtlich erzeugter Generationen herbeigeführt werden. Unhaltbare Zustände, Riesenkerne, ein Mißverhältnis von Kern und Protoplasma (man vergleiche den Abschnitt über Kernplasmarelation p. 279) würde bald die notwendige Folge eines solchen Prozesses sein.

Der Summation des Chromatins muß daher im Leben der Zelle in irgendeiner Weise durch einen entgegengesetzten Vorgang, durch eine Reduktion, entgegengewirkt werden. Dies geschieht bei der Reifung der Geschlechtsprodukte, für welche uns ein Verständnis erst dadurch, daß wir sie zum Befruchtungsprozeß in ursächliche Beziehung setzen, eröffnet wird. Wie sich leicht erkennen läßt, wird durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige Teilung der Samenmutterzelle, da sie ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgt, in einfachster Weise verhindert, daß beim Befruchtungsakt durch die Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeigeführt wird. Durch den Reifeprozeß wird

Digitized by Google

ja sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Geschlechtsprodukten die färbbare Kernsubstanz nach ihrer Masse und nach der Zahl der Chromosomen auf die Hälfte eines Normalkerns reduziert. Erst durch die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Chromosomen eines Normalkerns wiederhergestellt. Ei- und Samenkern sind daher gleichsam Halbkerne, die durch Verschmelzung wieder zu einem Vollkern, dem Keimkern, werden.

Von den hier dargelegten Gesichtspunkten aus hat die Reifung der Geschlechtsprodukte in jeder Beziehung den Charakter eines Vorbereitungsprozesses für den Befruchtungsakt.

C. Uebersicht über Modifikationen der Reife- und Befruchtungserscheinungen im Tierreich und strittige Fragen.

Ueber Einzelheiten des Reife- und Befruchtungsprozesses bestehen in den Angaben der zahlreichen Untersucher, die sich bei vielen Arten von Wirbellosen und Wirbeltieren mit ihnen beschäftigt haben, noch Verschiedenheiten. Sie rühren offenbar zum Teil daher, daß in der Tat der Vorgang bei einzelnen Tieren mehr oder minder bedeutungsvolle Modifikationen darbietet, zum Teil aber hängen sie auch mit einer verschiedenen Deutung der Befunde zusammen. Es würde uns zu weit führen, die überaus umfangreiche Literatur kritisch durchzuarbeiten; die Wichtigkeit des Gegenstandes läßt es aber wünschenswert erscheinen, wenigstens auf diesen und jenen Punkt näher einzugehen. Wer noch tiefer eindringen will, sei auf die ziemlich eingehende, vortreffliche Bearbeitung von Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere und auf die Spezialliteratur verwiesen.

1. Das Reduktionsproblem

ist weder so weit geklärt, daß es eine knappe, einheitliche Darstellung erlaubt, noch kann seine Erforschung als abgeschlossen betrachtet werden. Nur in seinen Grundzügen ist es festgestellt; in Einzelheiten wird noch manche wichtige Entdeckung zu machen, aber auch noch manche irrtümliche Darstellung zu beseitigen sein. Besonders gilt dies von der Entstehung der Vierergruppen. Die verschiedenen hierüber gemachten Angaben kann man mit Haecker, Korschelt und Heider in zwei Hauptgruppen sondern und einen eumitotischen und einen pseudomitotischen Typus unterscheiden.

a) Die eumitotische Reifungsteilung.

Als Beispiel für dieselbe wird gewöhnlich Ascaris megalocephala aufgeführt, nach der Darstellung, die Boveri (VIII 1887, 1888) und Brauer (XI 1893) gegeben haben. Ursprünglich hat Boveri jede Vierergruppe im Kern der Ei- und Samenmutterzelle als ein einziges chromatisches Element betrachtet, und da ihre Anzahl nur halb so groß ist als die Zahl der Chromosomen, welche für die Urgeschlechtszellen der betreffenden Tierart charakteristisch ist, wurde er zu der Annahme genötigt, daß schon in einem früheren Stadium eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte eingetreten sei. Ob ein Teil der Chromosomen verkümmert oder wie sonst die Reduktion eingetreten ist, wollte

er als offene Frage behandelt wissen. Nach einer zweiten Annahme von Boveri, die Brauer als den Tatsachen entsprechend nachzuweisen versucht hat, sollte das einfache Element durch eine doppelte Längsspaltung in 4 Tochterchromosomen zerlegt, und diese sollten dann durch zwei sich folgende Mitosen auf 4 Zellen verteilt werden. Hiernach findet eine Reduktion der Chromosomenzahl durch die Reifeteilungen selbst nicht statt, da die Zahl schon vorher reduziert war.

Einen hiervon abweichenden Standpunkt habe ich schon in meiner ersten Untersuchung der Ei- und Samenbildung bei Nematoden im Jahre 1890 eingenommen und im Gegensatz zu Boveri immer betont, daß die Vierergruppe, wie es auch von Carnoy dargestellt wurde, aus 4 durch Lininbrücken zusammengehaltenen Chromosomen besteht, daß mithin ihre Anzahl nicht auf die Hälfte reduziert, sondern im Gegenteil, wie bei einem Kern in der Metaphase, verdoppelt ist. Die Reduktion der Chromosomenzahl ließ ich durch die zweite Reifeteilung in der auf p. 302 dargestellten Weise bewirkt werden. Ueber die Entstehung der Vierergruppen war ich im unklaren geblieben und ließ es dahingestellt, ob der ursprüngliche Chromatinfaden sich nur einmal, was ich für sehr wahrscheinlich hielt, oder zweimal der Länge nach gespalten habe.

In letzter Zeit hat Boveri (VIII 1904) an der Entstehung der Tetraden bei Ascaris durch doppelte Längsspaltung selbst Zweifel geäußert und neigt mehr der Deutung zu, daß zwei einfach gespaltene Fäden sich zu einer Vierergruppe aneinander legen und so gewissermaßen eine Kopulation ausführen, einen Vorgang, auf welchen ich in einem späteren Abschnitt noch einmal zurückkommen werde.

Auch ich halte die Angaben von Brauer nicht für entscheidend und glaube die bei meiner Untersuchung erhaltenen und in verschiedenen Figuren dargestellten Befunde so deuten zu müssen, daß zwei schon frühzeitig in Tochterchromosomen gespaltene Fäden sich kreuzweise übereinander legen und durch Linin verbinden, wie ich es auf p. 299 beschrieben habe.

Wenn in dieser Deutung das Richtige getroffen worden ist, was erneute Untersuchungen erst noch sicher feststellen müssen, so würde Ascaris megalocephala, welche immer als Hauptbeweis für den eumitotischen Typus aufgeführt wird, vielmehr dem pseudomitotischen Typus angehören und der Zweifel berechtigt sein, ob die doppelte Längsspaltung eines Chromatinfadens überhaupt vorkommt. Vorläufig wird sie noch bei einigen anderen Objekten, Sagitta, Heteropoden (Boveri), besonders aber bei Wirbeltieren, deren Reifeprozeß auch in anderer Beziehung Besonderheiten darbietet, beschrieben.

b) Die pseudomitotische Reifeteilung

ist bei verschiedenen Arthropoden durch Rückert (XI 1894), Haecker (XI 1895 und 1898), Henking (XI 1890—92) und vom Rath (XI 1895), sowie bei der Annelide Ophryotrocha von Korschelt (XI 1895) beobachtet und bis ins Detail so genau festgestellt worden, daß an der Richtigkeit der übereinstimmenden Angaben der genannten Forscher wohl kaum zu zweifeln ist.

Der Darstellung lege ich die von Rückert ermittelten Verhältnisse bei der Crustaceenart Cyclops zugrunde (Fig. 279). Hier ordnet sich im Keimbläschen des Eies während der Wachstumsperiode die chromatische Substanz in langen und dünnen, gewundenen Fäden an, deren Zahl der Anzahl der späteren 11 Vierergruppen entspricht und halb so groß ist wie

Digitized by Google

die Zahl der Mutterchromosomen eines sich zur Teilung vorbereitenden Kerns einer Körperzelle. Wie von verschiedenen Forschern festgestellt ist, werden die 11 Fäden nur einmal ihrer Länge nach gespalten.

Die Doppelfäden verkürzen sich hierauf allmählich zu dicken kleinen Stäbchen (Fig. 279 B) und erfahren hierauf noch in ihrer Mitte eine Querteilung (Fig. 279 C). „Die letztere", bemerkt RÜCKERT mit Recht, „würde den Ausfall an Segmenten wieder decken, der durch das Ausbleiben einer Querteilung beim Zerfall des kontinuierlichen Knäuels hervorgerufen war und könnte daher als eine verspätete Segmentierung aufgefaßt werden. Sie würde die bis dahin vorhandenen ‚Doppelsegmente' wieder in je zwei einfache Segmente, in gewöhnliche Chromosomen zerlegen, wenn auch zunächst in unvollständiger Weise; denn die letzteren werden zunächst noch durch eine Lininverbindung zusammengehalten.

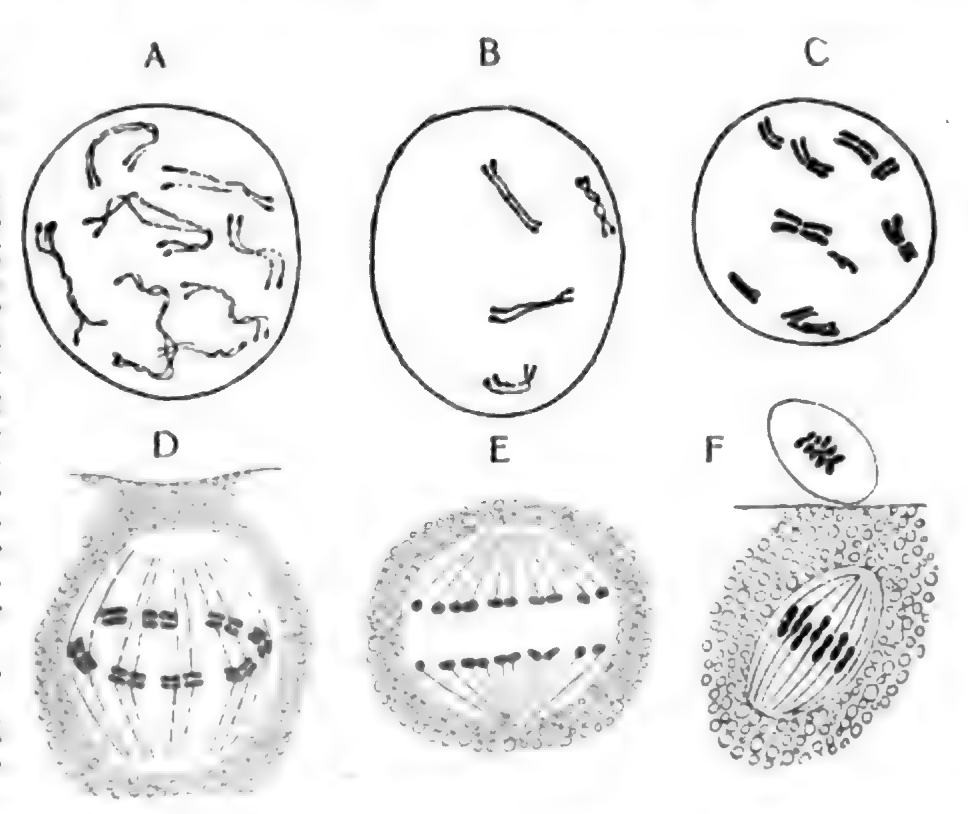


Fig. 279. **Die Bildung der Vierergruppen im Ei von Cyclops in etwas schematisierter Darstellung.** Nach RÜCKERT. A und B die Längsspaltung der Fäden, deren Zahl in geringerer Zahl eingezeichnet ist, im Keimbläschen. C Querteilung derselben und Bildung der Vierergruppen. D Anordnung der Vierergruppen auf der Spindel. E Auseinanderweichen der Schwesterchromosomen und Aequationsteilung. F Zweite Polspindel mit beginnender Reduktionsteilung.

Infolge der hinzugekommenen Längsspaltung erscheinen diese Doppelsegmente vierteilig." RÜCKERT sieht daher in der Verringerung der Anzahl der Fäden, die aus dem Chromatinknäuel des Keimbläschens hervorgehen, auf die Hälfte der normalen Zahl nur eine scheinbare Reduktion, eine Pseudoreduktion, während sie BOVERI ursprünglich bei Ascaris für die wirkliche Reduktion gehalten hatte; sie ist scheinbar, weil jeder Faden, wie der weitere Verlauf lehrt, aus zwei Segmenten zusammengesetzt ist, die sich erst nachträglich und etwas verspätet durch eine Querteilung gegeneinander absetzen.

HAECKER hat vorgeschlagen, derartige Elemente, die in Wahrheit zwei Chromosomen entsprechen, als bivalente von den univalenten, nicht weiter zerlegbaren zu unterscheiden. Ferner nennt er plurivalent ein Chromosom, das in viele Stücke zerlegbar ist. Als Beispiel hierfür lernten wir früher schon die großen Chromosomen der Geschlechtszellen von Ascaris megalocephala kennen, die bei der Embryogenese in den Gewebszellen in eine erheblich größere Zahl viel kleinerer Chromosomen zerfallen. Die Namen sind in der von HAECKER vorgeschlagenen

Digitized by Google

Weise wohl mit Vorteil verwendbar. Dagegen empfiehlt es sich, den Namen Pseudoreduktion, welchen Rückert für die scheinbare und vorübergehende Verringerung der Chromosomenzahl im Keimbläschen gebraucht hat, ganz fallen zu lassen. Denn es ist wohl einfacher und richtiger, die Verhältnisse nach der gewonnenen besseren Einsicht gleich so darzustellen, daß der Gedanke an eine im Keimbläschen stattfindende Reduktion gar nicht aufkommen kann.

Durch die Längsspaltung und später nachfolgende Querteilung der 11 aus dem Chromatinknäuel abstammenden Fäden sind bei Cyclops 11 Vierergruppen (Fig. 279 D) entstanden, deren Genese sich viel genauer als bei Ascaris hat verfolgen lassen. Das Endergebnis aber ist genau dasselbe wie dort. Die Chromosomen sind durch Linin immer zu vier in einer Gruppe vereinigt. Ihre Gesamtzahl beträgt daher jetzt bei Cyclops 44, also das Doppelte der nach dem Zahlengesetz ermittelten Normalzahl oder so viel, wie die Anzahl der Tochterchromosomen im Kern einer Gewebszelle im Dyasterstadium beträgt.

Ueber die Art ihrer weiteren Verwendung bei der Bildung der Polzellen hat uns Rückert durch das Studium von Cyclops ebenfalls genaue Aufklärung geben können. Er beschreibt, wie die Vierergruppen im Aequator der ersten Polspindel so angeordnet werden, daß ihr Längsspalt sich in die Aequatorialebene einstellt, der Querspalt senkrecht zu ihr (Fig. 279 D). Infolgedessen werden bei der Teilung, welche die erste Polzelle liefert, die durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen, paarweise durch Linin zu Dyaden vereint, nach den Polen der Spindel verteilt (Fig. 279 E). Bei der zweiten Teilung (Fig. 279 F) dagegen werden die durch Querspaltung gebildeten Stücke der ursprünglichen Vierergruppe, welche eine Zeitlang zu den einzelnen Dyaden vereint sind, voneinander getrennt und die Reduktion im letzten Teilungsakt der Eireife vollzogen.

In noch größerer Klarheit läßt sich ein ähnlicher Ablauf der Reifung, der zugleich zwei kleine Modifikationen darbietet, bei Ophryotrocha, einer von Korschelt untersuchten Annelide, beobachten. Bei ihr ist die Normalzahl der Chromosomen eine sehr geringe, da sie wie bei Ascaris bival. nur vier beträgt (Fig. 280). Im Keimbläschen des Eies zerfällt hier der Kernfaden gleich in vier Schleifen, die im Unterschied zu Cyclops univalent sind, da sie der Normalzahl der Chromosomen entsprechen (Fig. 280 A und B). Die Schleifen spalten sich der Länge nach und verkürzen sich zu vier Paar Tochterchromosomen, wie bei einem gewöhnlichen Kern in der Metaphase der Karyokinese (Fig. 280 C). Während nun aus dem Keimbläschen die Kernspindel entsteht (Fig. 280 D), rücken die Chromosomenpaare in den Aequator derselben und verbinden sich je zwei, indem sich ihre Stäbchenenden aneinanderlegen, zu zwei Vierergruppen (Fig. 280 E und F). Während also bei Cyclops die Vierergruppen durch unvollständige Querteilung des Chromatinfadens, kommen sie hier durch sekundäre, paarweise Vereinigung schon getrennter Fadensegmente zustande. Vielleicht ist letzteres auch bei Ascaris der Fall, nur daß hier die Verlötung in der Mitte, der kreuzweise übereinander gelegten Fäden (Fig. 274 II), erfolgt.

Eine zweite Abweichung von Cyclops ist nach Korschelt in der Verteilungsweise der vier Elemente der Tetrade gegeben. Während dort der Längsspalt, soll sich hier der Querspalt zuerst in die Aequatorial-

Digitized by Google

ebene einstellen, und es sollen bei der Bildung der ersten Polzelle die zuvor in Verbindung getretenen Chromosomenpaare wieder an der Verlötungsstelle getrennt und auf die erste Polzelle und Eitochterzelle verteilt werden (Fig. 280 G, H, I). Die durch den Längsspalt entstandenen Schwesterelemente würden demnach bei Ophryotrocha erst durch die zweite Reifungsteilung (Fig. 280 K, L), dagegen bei Cyclops durch die erste getrennt werden.

Da die meisten Forscher im Anschluß an Weismann das Wesentliche bei der Reduktion darin sehen, daß Chromosomen, die nicht von demselben Mutterchromosom durch Teilung abstammen, auf zwei Zellen verteilt werden, so haben Korschelt und Heider auf Grund dieser

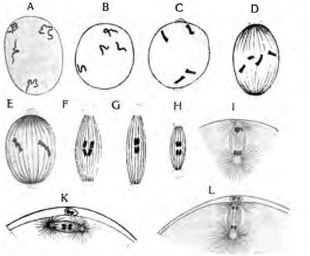


Fig. 280. **Einige Stadien aus den Reifungsteilungen des Eies von Ophryotrocha puerilis.** A—C Auftreten und Längsspaltung der Chromosomen. D Anordnung zur Aequatorialplatte der ersten Polspindel. E Vereinigung zweier Chromosomenpaare zur Vierergruppe. F Trennung der Tetraden in die Dyaden. G, H, I Weitere Stadien der ersten Polspindel. K und L Zweite Polspindel. Nach Korschelt.

Differenzen zwei Unterarten des Reduktionsprozesses als Prä- und Postreduktionsteilung unterschieden. Präreduktion findet während der ersten Reifeteilung, wie bei Ophryotrocha, Postreduktion erst während der zweiten Reifungsteilung, wie bei Cyclops, statt. An Ophrytrocha sollen sich Pyrrhocoris (Henking), Anasa (Paulmier), Peripatus (Montgomery) anschließen. Wie Cyclops dagegen sollen sich verschiedene andere Copepoden und die Orthopteren verhalten.

In verschiedenen Abteilungen des Tierreichs, von denen schon eine große Zahl auf ihre Spermato- und Ovogenese untersucht worden ist, können die Vierergruppen ein ungemein wechselndes Aussehen darbieten. Häufig werden Ringbildungen beobachtet; als Beispiel hierfür sei noch die Spermatogenese von Gryllotalpa (Fig. 281), welche vom Rath unter-

Digitized by Google

sucht hat, kurz angeführt. Aus dem Knäuelstadium (Fig. 281 A) gehen 6 Fäden hervor, die nach der früher besprochenen Terminologie bivalent sind (Fig. 281 B); denn die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei Gryllotalpa 12. Jeder Faden spaltet sich der Länge nach in 2 Fäden, die in der Mitte auseinanderzuweichen beginnen, an den Enden aber verklebt bleiben. Auf diese Weise kommen 6 Chromatinringe (Fig. 281 C und D) zustande, die durch Verkürzung und Verdickung des Fadens immer enger werden. Sie entsprechen 6 Vierergruppen (Fig. 281 E und F). Denn in einem jeden sondert sich das Chromatin an vier Stellen vom Linin und bildet so vier durch Lininbrücken zum Ring verbundene Chromosomen, welche durch eine Längsspaltung und eine Querteilung des bivalenten Fadens, wie bei Cyclops etc., zustande gekommen sind. Bei dem gleichartigen Aussehen der Chromosomen und der Unmöglichkeit, noch später festzustellen, welches die durch Spaltung entstandenen, zusammengehörigen Schwesterelemente sind, läßt sich in diesem Falle auch nicht bestimmen, ob die Reduktion im WEISMANNschen Sinne durch die erste oder zweite Reifeteilung erfolgt.

Aehnliche ringförmige Vierergruppen sind auch bei Pyrrhocoris von HENKING, bei einigen Copepoden (Diaptomus, Heterocope) von RÜCKERT,

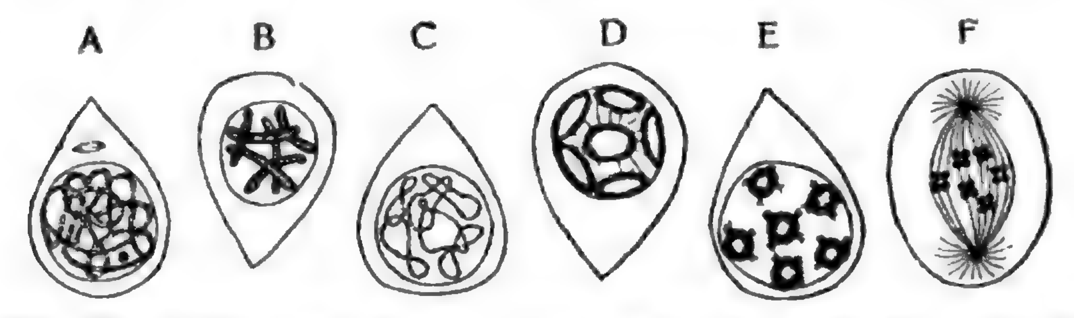


Fig. 281. **Bildung der Vierergruppen in den Spermatocyten von Gryllotalpa vulg.** Nach VOM RATH.

HAECKER und RATH, bei Caloptenus von WILCOX und noch bei anderen Arten beobachtet worden.

Es würde uns hier zu weit führen, auf die zahlreichen, sonst noch beobachteten Variationen in der Form der Tetraden und Chromosomen einzugehen; nur das sei noch hervorgehoben, daß die einzelnen Forscher wohl öfters durch nebensächliche Verschiedenheiten in ihren Deutungen beeinflußt worden sind. Mit Rücksicht hierauf dünkt es uns wahrscheinlich, daß der wesentliche Vorgang vielleicht in allen Fällen, die jetzt noch verschieden gedeutet werden, der gleiche ist, daß das, was jetzt als Präreduktion beschrieben wird, auch eine Postreduktion ist: denn bei der Verkürzung der Chromosomen, ihrer Formveränderung, den Drehungen, die sie bei der Karyokinese erfahren, ist es oft unmöglich, festzustellen, wo zwischen den Elementen der Vierergruppen der ursprüngliche Längsspalt und wo die Quertrennung später zu suchen ist. Daß in den Deutungen hier leicht Irrungen möglich sind, liegt wohl auf der Hand.

c) Abweichender Verlauf der Reifung bei Bienen.

Von dem eben dargestellten gewöhnlichen Verlauf der Ei- und Samenreife kommen in einzelnen Tiergruppen mehrere bemerkenswerte Abweichungen vor, die noch unsere Beachtung verdienen.

Digitized by Google

1. Bei der Eireifung von Lepidopteren und Hymenopteren ist von Blochmann, Henking, Platner, Petrunkewitsch, Nachtsheim und Armbruster beobachtet worden, daß vom Ei zwar Polspindeln, aber

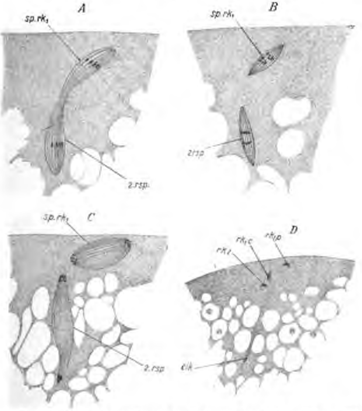


Fig. 282. **Die Reifungsteilungen im Drohnenei von Apis mellifica.** Nach Petrunkewitsch. A Die erste Spindel, welche sich in zwei Tochterspindeln teilt. B und C Nach außen liegt die Tochterspindel, welche der Spindel der ersten Polzelle entspricht, mehr nach innen die Tochterspindel, welche im gewöhnlichen Verlauf den Kern der zweiten Polzelle und den Eikern liefert. D Ei mit vier Gruppen von Chromosomen, von denen die drei peripher gelegenen den Kernen der drei Polzellen entsprechen, die vierte Gruppe zum Eikern wird.

keine Polzellen gebildet werden. So entsteht z. B. bei einem Bienenei in typischer Weise eine Spindel, die zur Eirinde emporsteigt (Fig. 282). Ihre Chromosomen sondern sich auch in zwei Gruppen an den Polen der Spindel, die sich in der Mitte einschnürt, ähnlich wie bei den Infusorien. Ihre Teilhälften ergänzen sich sofort wieder zu zwei Vollspindeln, die

Digitized by Google

nahe beieinander liegend im Ei zurückgehalten werden (Fig. 282 B). Indem an ihnen alsbald die Chromosomen sich abermals in zwei Gruppen sondern, kommt es zur zweiten Reifeteilung, welche aber auch nur auf die Kernsubstanz beschränkt bleibt (Fig. 282 C). Nachdem die Spindelfasern geschwunden sind, finden sich infolge der genannten Prozesse die Chromosomen der ersten Polspindel in vier Haufen (Fig. 282 D) verteilt nahe beieinander in der Eirinde. Von ihnen gehen drei Haufen, die den Kernen der nicht zur Abschnürung gelangten Polzellen entsprechen (rk^1, rk^2), allmählich, spätestens auf dem Blastodermstadium nach den Angaben von NACHTSHEIM, zugrunde. Aus der vierten Gruppe, die am weitesten nach dem Eizentrum zu liegt, wird der Eikern (*eik*), der somit wie bei der normalen Eireife auch nur $^1/_4$ der Chromatinmasse vom Keimbläschen erhalten hat. Wenn daher auch die Bildung der Polzellen selbst unterdrückt ist, so hat doch die Reduktion der Kernsubstanz, auf welche es bei der Reifung einzig und allein ankommt, wie sonst im Tierreich, stattgefunden.

2. Eine nicht minder interessante Abweichung vom gewöhnlichen Verlauf der Spermiogenese bieten nach den schönen Untersuchungen von MEVES die Spermatocyten einiger Hymenopteren, der Honigbiene (Apis mellifica), der Hummel und der Wespe (Vespa germanica) dar (Fig. 283 bis 288). Es entstehen nämlich aus ihnen durch die doppelte Teilung nicht Gruppen von vier gleich großen Spermatiden, sondern nur eine große Spermatide und zwei winzig kleine Zellen, die mit Rücksicht auf ihre Größe und ihre Bildung durch Knospung den Richtungskörperchen oder Polzellen des Eies entsprechen. Die Spermatocyten der Hymenopteren und vieler anderer Insekten sind wie Beeren durch kurze Stiele mit einem etwas dickeren, gemeinsamen Protoplasmastrang verbunden, der sich der Rhachis in den Geschlechtsröhren der Nematoden vergleichen läßt.

Bei Beginn der ersten Reifeteilung wandelt sich der Kern der Samenmutterzelle in eine Spindel mit 16 etwas unregelmäßig angeordneten Chromosomen um (Fig. 283). An ihrem einen Ende wächst ein kleiner Protoplasmahügel hervor, der sich alsbald zu einem Klümpchen abschnürt, ohne daß die Hälfte der Spindel hineingerückt und abgetrennt worden ist (Fig. 284, 285). Das Protoplasmaklümpchen, das MEVES der ersten Polzelle vergleicht, bleibt also kernlos. Die ungeteilt gebliebene Spindel aber geht wieder in einen bläschenförmigen Kern über, allerdings nur für kurze Zeit; denn bald darauf wandelt sie sich abermals, und zwar jetzt zur zweiten Richtungsspindel um (Fig. 286). Wiederum wölbt sich an der Spermatocyte unter dem ersten kernlosen Polkörperchen ein neuer Hügel empor, der diesmal die Hälfte der Spindel mit acht Chromosomen aufnimmt. Durch seine Abschnürung wird eine wirkliche Polzelle mit Kern gebildet (Fig. 287, 288).

Ueber das weitere Schicksal dieser Gebilde bemerkt MEVES: „Nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers wandeln sich die zurückbleibenden großen Zellen in Spermien um. Die ersten Richtungskörper gehen nach einiger Zeit zugrunde. Die zweiten Richtungskörper dagegen beginnen ebenfalls sich zu Spermien zu entwickeln, wobei ihre Kerne dieselben Veränderungen wie die Kerne der großen Zellen und zeitlich parallel mit ihnen durchmachen. Jedoch scheint dieser Entwicklungsprozeß schließlich, wenn auch erst sehr spät, zum Stillstand zu kommen und in Degeneration überzugehen."

Zwischen der Spermiogenese bei den Bienen und bei der Wespe besteht noch der Unterschied, daß bei dieser die zweite Reifungsteilung

Digitized by Google

zur Bildung zweier gleich großer und gleich beschaffener Tochterzellen führt, die sich beide zu Spermien umwandeln.

Außer der ungleichen Größe der Zellen unterscheidet sich die Spermiogenese der Honigbienen vom gewöhnlichen Verlauf noch in dem wichtigen und auffälligen Merkmal, daß sich der Kern anstatt zweimal

Fig. 283.

Fig. 284.

Fig. 285.

Fig. 283—285. **Erste Reifungsteilung der Spermatocyten von Apis mellifica.** Nach Meves. Ausstoßung eines Richtungskörpers in Gestalt eines analogen Protoplasmaballens.

Fig. 286.

Fig. 287.

Fig. 288.

Fig. 286—288. **Die zweite Reifungsteilung der Spermatocyten von Apis mellif.** führt zur Bildung einer zweiten Polzelle mit Kern; daneben der erste, kernlose Polkörper. Nach Meves.

nur einmal teilt. Wie mir Meves mit Recht hervorzuheben scheint (XI 1907, p. 469), wird sich diese Besonderheit wohl daraus erklären lassen, daß das Drohnenei zwei Richtungskörper bildet, und da es nicht befruchtet wird, einen reduzierten Kern mit halber Chromosomenzahl und halber Chromatinmasse besitzt. Wie nun das reife Seeigelei, wenn es durch künstliche Eingriffe zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht wird, in seinen Teilprodukten nur reduzierte oder, wie die Bo-

Digitized by Google

taniker sagen, haploide Kerne mit der halben Chromosomenzahl und der halben Chromatinmenge besitzen, so wird das gleiche auch für alle Zellen, die vom Drohnenei ihren Ursprung genommen haben, also auch für die Spermatocyten, angenommen werden können. Da also die Spermatocyten schon von Haus aus wahrscheinlich reduzierte Kerne führen werden, mußte die Reduktion in der Spermiogenese unterbleiben. Dadurch wäre auch unter diesen abnormen Verhältnissen der Aequivalenz zwischen Samenkern und dem Kern der befruchtungsbedürftigen Eizellen, aus denen Königinnen und Arbeitsbienen hervorgehen, wieder gewahrt.

II. Der Dimorphismus der Spermatozoen und die Heterochromosomen (Sex Chromosomes).

Ein bevorzugtes Feld mikroskopischer Forschung bilden seit einer Reihe von Jahren eigentümliche, namentlich bei Insekten häufig beobachtete Vorgänge in der Spermiogenese, welche zu einem Dimorphismus der Samenfäden führen. Man hat feststellen können, daß bei manchen Tierarten sich die Chromosomen in den Kernteilungsfiguren der Spermatogonien und Spermiocyten durch ihre sehr ungleiche Größe voneinander unterscheiden, und daß sie dann bei den Reifeteilungen in ungleicher Weise auf die Samenfäden verteilt werden. Infolgedessen entstehen zwei an Zahl einander entsprechende Klassen von Samenfäden mit verschiedenem Chromatingehalt. Das Interesse an diesen oft schwierig zu untersuchenden Verhältnissen ist noch besonders dadurch geweckt worden, daß von vielen Forschern der Dimorphismus der männlichen Keimzellen mit dem Zustandekommen des männlichen und des weiblichen Geschlechts durch den Befruchtungsakt in Beziehung gebracht und zur Erklärung benutzt worden ist.

Die erste Beobachtung, die in das hier vorliegende Gebiet fällt, wurde von Henking (XI 1891) bei Pyrrhocoris gemacht. Durch ihn wurde das Heterochromosom entdeckt, das bei der Teilung der Spermatocyten nur der Hälfte der Spermatiden zufällt. Henkings Entdeckung wurde erst 1899 wieder durch Paulmier bestätigt, zugleich wurden bald darauf ähnliche Vorgänge bei vielen anderen Insektenarten durch Montgomery, Sinety, Mc Clung und Sutton aufgefunden. Um den weiteren Ausbau des neuen Forschungsgebietes durch ausgedehnte vergleichende Studien und um die spekulative Verwertung der Befunde haben sich Wilson, Miss Stevens und Morgan verdient gemacht, ferner Boveri, Baehr, Buchner, Gross, Gutherz, Morrill, Gulick u. a.

Wenn ich über den gegenwärtigen Stand der Frage eine kurze Darstellung gebe, so geschieht dies in Anlehnung an Wilson und unter Beschränkung auf das Wichtigste.

In der Bildung der Chromosomen kann man bei der Spermiogenese der Insekten, welche bis jetzt am besten auf diese Verhältnisse durchgearbeitet worden ist, drei Typen unterscheiden. Der einfachste Typus ist der von Henking bei Pyrrhocoris entdeckte. Er findet sich auch bei anderen Arten von Hemipteren (Protenor, Anasa, Chelinidea etc.), bei Orthopteren, wie Gryllus domesticus etc.; er wird von Wilson nach der Tierart, die er besonders studiert hat, als der Protenor-Typus bezeichnet. Als Beispiel für diesen ersten Typus wähle ich den Verlauf der Spermiogenese von Gryllus domesticus. Schon in der Teilung der Spermatogonien läßt sich leicht ein besonderes Chromosom von allen übrigen sowohl durch seine abweichende Form und Größe, als auch durch den Umstand unterscheiden, daß die aus seiner Längsteilung her-

Digitized by Google

vorgehenden Tochtersegmente außer der Reihe mit den übrigen liegen und ihnen bei der Verteilung auf die Tochterzellen etwas verspätet nachfolgen (Fig. 289 *h*). Es hat in der Literatur verschiedene Namen, wie akzessorisches oder Heterochromosom, erhalten und soll im folgenden im Anschluß an die von Wilson eingeführte Nomenklatur als X-Chromosom bezeichnet werden. In der Spermatocyte ist ebenfalls wieder ein durch erheblichere Größe ausgezeichnetes X-Chromosom nachweisbar. Dieses wird aber jetzt bei der Teilung in die beiden Präspermatiden nur auf eine derselben ungeteilt übertragen. Es entstehen daher aus der Spermatocytenteilung zwei Arten von Präspermatiden (Fig. 290), eine Art mit einem X-Chromosom (Fig. 290, 2 *h*), eine zweite ohne ein solches (Fig. 290, 1). Bei der nächsten Teilung gehen aus der ersten Art der Präspermatiden (Fig. 290, 2) zwei Spermatiden hervor (Fig. 292), von denen jede ein X-Chromosom (*h*) erhält. Denn während der Karyokinese hat eine Längsspaltung desselben stattgefunden. Aus der zweiten

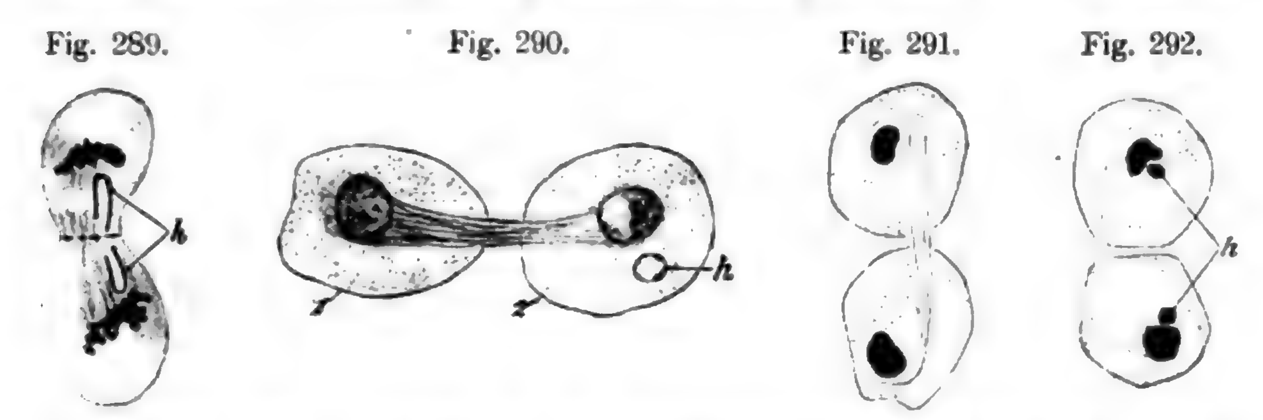


Fig. 289–292. **4 Stadien aus der Spermatogenese von Gryllus domesticus.** Nach Gutherz.

Fig. 289. Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (*h*).

Fig. 290. Teilung einer Spermatocyte in 2 Präspermatiden *1* und *2*, von denen nur *2* das Heterochromosom (*h*) erhalten hat, das sich in ein Kernbläschen umgewandelt hat.

Fig. 291. Teilung der Präspermatide (*1*) ohne Heterochromosom in 2 Spermatiden ohne Heterochromosomen.

Fig. 292. Teilung der Präspermatide (*2*) mit Heterochromosom in 2 Spermatiden mit Heterochromosomen (*h*).

Art von Präspermatiden dagegen werden bei ihrer Teilung zwei Spermatiden, denen ein X-Chromosom fehlt (Fig. 291). Auf diese Weise werden die Spermatiden ungleich voneinander; sie wandeln sich dann natürlich auch weiterhin in 2 Arten von Samenfäden um, die in genau der gleichen Zahl im Samen vertreten sind.

Man vergleiche auch das von Wilson entworfene Schema (Fig. 293), in welchem die ungleiche Verteilung der Chromosomen auf die 2 Arten von Samenzellen unter der zweiten Längsreihe (Samenzelle) für den Protenor-Typus dargestellt ist. Das X-Chromosom ist durch schwarze Farbe hervorgehoben.

Der zweite Typus in der Bildung von zwei verschiedenen Arten von Spermatozoen ist von Wilson bei Lygaeus zuerst beobachtet und als der Lygaeus-Typus bezeichnet worden. Er findet sich auch sonst noch verbreitet, so bei Coenus, Euschistus, Brachynema, Tenebrio etc. Er ist dadurch charakterisiert, daß neben dem X-Chromosom noch ein besonderes kleineres Y-Chromosom auftritt, daß ihm bei der Synapsis verbunden ist und bei der Karyokinese der Spermatocyten mit ihm ein Paar

Digitized by Google

bildet. Bei einer der Reifeteilungen wird dieses Paar dann so getrennt, daß seine Komponenten sich an entgegengesetzte Enden der Spindel begeben; infolgedessen erhält die Hälfte der Spermatozoen ein X-, die andere Hälfte ein Y-Chromosom, wie dies in dem Schema von Wilson unter der Rubrik Lygaeus-Typus dargestellt ist.

Im dritten Typus sind die Verhältnisse noch weit komplizierter dadurch geworden, daß das einfache X-Chromosom durch ein doppeltes oder Vielfaches vertreten ist. Neben ihm kann ein Y-Chromosom vorkommen oder fehlen. Bei den Reifeteilungen und der Bildung der zwei Arten von Spermatozoen verhält sich das zusammengesetzte X-Chromosom als eine Einheit. Denn seine zwei oder noch zahlreicheren Komponenten bleiben immer zusammen und werden wie ein einfaches Chromosom zusammen der einen Hälfte der Chromosomen zugeteilt, während die andere Hälfte entweder das Y-Element erhält oder, wenn dies fehlt, wie beim Protenor-Typus, leer ausgeht. Derartig kompliziertere Verhältnisse sind von Syromastes, Phylloxera, Agalena, Fitchia, Thyanta, Sinea, Prionidus, Gelastocoris und Acholla multispinosa beschrieben und von Wilson in einem Schema (Fig. 294) zusammengestellt worden.

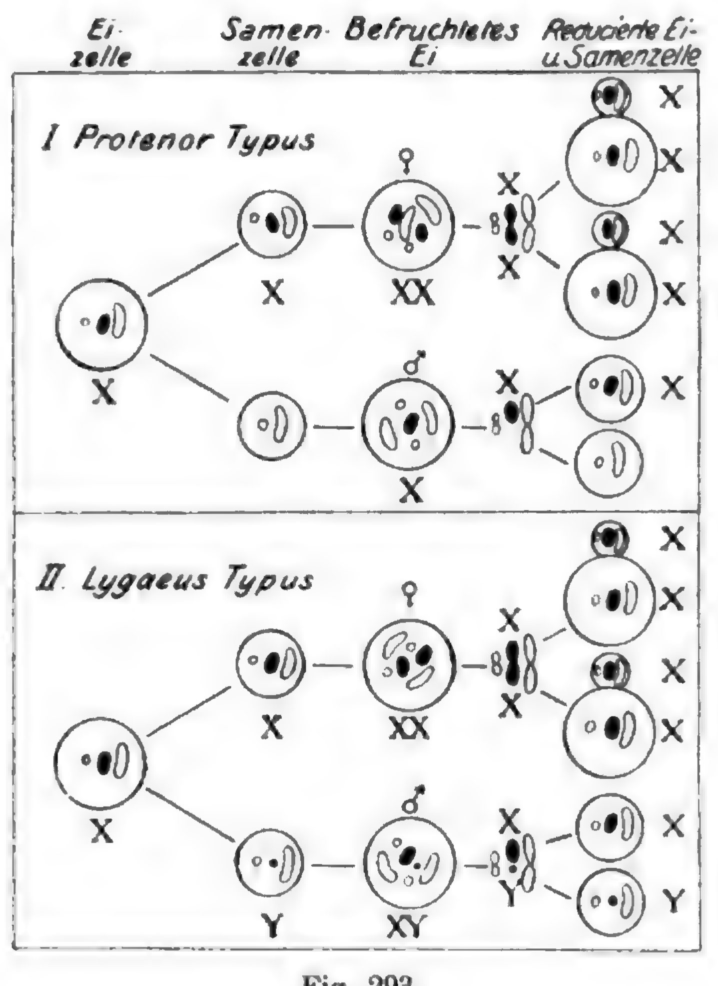


Fig. 293.

Das Vorkommen von zwei gleich zahlreichen Arten von Spermatozoen, zusammengehalten mit der Tatsache, daß auch das männliche und das weibliche Geschlecht bei den meisten Tierspecies in gleicher Zahl von Individuen vertreten sind, erscheint gewiß geeignet, zur Hypothesenbildung aufzufordern. Schon 1902 hat Mc Clung zuerst die Hypothese ausgesprochen, daß die zwei Arten von Samenfäden bei der Befruchtung das männliche und das weibliche Geschlecht der Eier bestimmen. Das X-Chromosom speziell erklärte er für den Determinanten des männlichen Geschlechts. Seitdem haben an dem Grundgedanken der Hypothese, daß ein Zusammenhang zwischen der Geschlechtsbestimmung und der Befruchtung durch zwei Arten von Spermatozoen besteht, wohl alle Forscher festgehalten, die sich mit dem Studium der einschlägigen Verhältnisse beschäftigt haben, sind aber von Mc Clungs ursprünglicher Hypothese in dem Punkte abgewichen, daß sie im Gegensatz zu ihm das X-Chromosom der einen Art von Samenfäden mit der Bestimmung des weiblichen Geschlechts in Beziehung gebracht haben.

Digitized by Google

Besonders durch die ausgedehnten Untersuchungen von E. Wilson und durch übereinstimmende Beobachtungen von Miss Stevens ist dieser Umschwung herbeigeführt worden. Beide zeigten, daß wenn die Eier von Samenfäden mit ungleicher Chromosomenzahl befruchtet werden, dieser Unterschied sich auch in der Zusammensetzung der Kerne der männlichen und weiblichen Embryonen geltend machen müsse. In den von ihnen untersuchten Insektenarten (Hemipteren und Coleopteren), die zum ersten Typus gehören, ließen sich die männlichen und die weiblichen Tiere in der Tat schon darin unterscheiden, daß ihre somatischen oder diploiden Kerne eine verschiedene Zahl von Chromosomen besitzen, und zwar im männlichen Geschlecht eins weniger als im weiblichen. Das männliche Geschlecht zeichnet sich nur durch e i n X-Chromosom aus, während im weiblichen ihrer zwei vorhanden sind. Für das eine lautet daher die Formel in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Chromosomen XX, während für das andere die Formel nur ein X

	Fitchia Thyanta	Sinea Prionidus	Celastocoris	Acholla multispinosa	Homo Syromastes	Ascaris lumbricoides	
Reductionsteilung in Spermiogenese							Y Classe X Classe
Reductionsteilung in Oogenese							X Classe X Classe
Diploider Kern des Männchens							Samen Y + Ei X
Diploider Kern des Weibchens							Samen X + Ei X

Fig. 294.

enthält, wie es in der dritten Reihe des Schemas (Fig. 293) unter der Ueberschrift „befruchtetes Ei" dargestellt ist. Der Unterschied in der Zusammensetzung der somatischen oder diploiden Kerne in den beiden Geschlechtern bedingt bei ihrer Ei- und Samenreife dann auch einen verschiedenen Verlauf der Reifeteilungen. Da im Chromosomenbestand der Oocyte sich zwei X-Elemente vorfinden, muß jedes Reifei auch ein X empfangen, während das andere in der zweiten Polzelle entfernt wird. Bei der Teilung der Spermatocyte dagegen kann das in einfacher Zahl vorhandene X nur auf eine Spermatide übergehen, während es der anderen fehlt. In der letzten Längsreihe des Wilsonschen Schemas (Fig. 293) sind diese Verhältnisse bei der Oo- und Spermiogenese veranschaulicht worden. Dort entstehen nur e i n e Art von Eiern, hier dagegen zwei Arten von Samenfäden. Man kann daher auch mit Wilson das weibliche Geschlecht als das „h o m o g a m e t i s c h e", das männliche als das „d i g a m e t i s c h e" bezeichnen, da ersteres nur eine Art von Eizellen, letzteres aber zwei Arten von Samenzellen hervorbringt, die an ihrem Chromosomenbestand leicht zu erkennen sind.

Digitized by Google

Wilson unterscheidet die beiden Arten von Spermatozoen auch geradezu als „male producing and female producing form". Denn wie in den drei ersten Längsreihen des Schemas (Fig. 293) veranschaulicht ist, wird die Entwicklung des Eies zu einem Geschöpf weiblichen oder männlichen Geschlechts dazu bestimmt, ob es von einem Spermatozoon mit oder ohne ein X-Chromosom befruchtet wird. „Since the idiochromosomes" heißt es in einer von Wilsons Abhandlungen, „form the distinction differential between the nuclei of the two sexes, it is obvious that these chromosomes are definitely coordinated with the sexual characters."

Schwieriger als beim Protenor-Typus sind die einschlägigen Verhältnisse beim zweiten und dritten Typus zu ermitteln. Denn während dort beide Geschlechter in der Zahl der Chromosomen einen durchgreifenden Unterschied erkennen lassen, zeigen sie beim Lygaeus-Typus die gleiche totale Zahl der Chromosomen, und ein Unterschied besteht nur in der ungleichen Größe der beiden Geschlechtschromosomen X und Y. Der Chromosomenbestand der somatischen oder diploiden Kerne im weiblichen und männlichen Geschlecht läßt sich in diesen Fällen durch die Formel XX und XY ausdrücken (vgl. das Schema Fig. 293 Lygaeus-Typus dritte Längsreihe). Die beiden Arten von Spermatozoen unterscheiden sich dadurch, daß die eine ein X-Chromosom, die andere ein Y-Chromosom besitzt (Schema Längsreihe 2). In diesem Verhältnis erblickt Wilson einen doppelten Beweis, daß die männlichen oder weiblichen Tiere durch die Art der Samenfäden, welche in die Eier eintreten, bestimmt werden. „Denn auf der einen Seite", bemerkt er, „muß das Y-Chromosom, das leicht an seiner geringen Größe zu erkennen ist, von der Y-Klasse der Samenfäden abgeleitet werden, und es ist nur auf die Tiere männlichen Geschlechts beschränkt. Auf der anderen Seite sind die Beziehungen der X-Chromosomen dieselben wie beim ersten Typus und berechtigen zu dem entsprechenden Schluß über die Bedeutung der X-Klasse der Spermatozoen als solcher, die das weibliche Geschlecht bestimmen. (Vergleiche hierzu das Schema Fig. 293, 3.—5. Längsreihe, welche die Kernverhältnisse des Lygaeus-Typus im befruchteten Ei und bei den Reifeteilungen der Ovocyten und Spermiocyten veranschaulichen.)

Bei dem dritten Typus sind die Verschiedenheiten zwischen den Reifeteilungen bei der Spermio- und Oogenese am auffälligsten, und ebenso besteht der größte Unterschied im Chromosomenbestand der diploiden Kerne im männlichen und weiblichen Geschlecht. Das Schema Fig. 294 gibt hierüber für verschiedene Tierarten Aufschluß. Wie aus ihm hervorgeht, kann die Zahl der Chromosomen im weiblichen Geschlecht die Zahl im männlichen um 2—5 übertreffen, um 2 bei Syromastes, um 3 bei Celastocoris, um 4 bei Acholla und sogar um 5 bei Ascaris lumbricoides.

Während eine Zeitlang Geschlechtschromosomen nur bei verschiedenen Insektenarten aufgefunden werden konnten, ist man seit einigen Jahren bemüht, ihr Vorkommen auch für andere Tierklassen nachzuweisen. Mit Erfolg ist dies bis jetzt beim Studium der Nematoden durch Boveri und seine Schüler Miss Boring, Edwards und Gulick geschehen. Nach des letzteren Angabe lassen sich z. B. bei Strongylus paradoxus zwei Arten von Spermatozoen mit 6 resp. 5 Chromosomen nachweisen, während bei allen Reifeiern die Chromosomenzahl des Eikerns 6 beträgt. Dementsprechend unterscheiden sich auch die aus den befruchteten Eiern hervorgehenden Embryonen durch die ungleiche Zahl der Chromosomen in ihren diploiden Kernen. Bei einem Teil wurden

Digitized by Google

11, bei einem anderen Teil 12 Chromosomen gezählt. Jene sind daher offenbar für das männliche, diese für das weibliche Geschlecht nach der beim Insektenstudium gewonnenen Hypothese determiniert.

Dagegen ist das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Vertebraten noch nicht mit Sicherheit erwiesen. Die Angaben von GUYER, der beim Menschen in der Spermatogenese ein Heterochromosom beschreibt, sind von GUTHERZ mit Recht in Zweifel gezogen worden. Ebenso bedürfen wohl ähnliche positive Angaben von JORDAN und WINIWARTER für eine Reihe anderer Säugetiere, von GUYER für Hühner u. a. noch sehr einer Bestätigung.

Eine wichtige Stütze hat endlich die hier besprochene Hypothese noch durch interessante, von MORGAN, BAEHR und STEVENS angestellte Untersuchungen gewonnen, welche von manchen Forschern gleichsam als eine Probe auf das Exempel angesehen werden. Es handelt sich bei ihnen um das Studium der Kernverhältnisse in solchen Fällen von

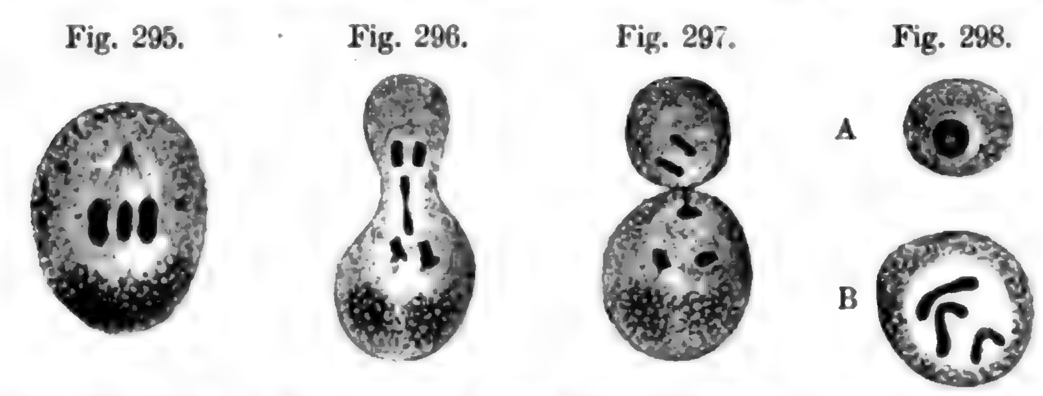


Fig. 295—298. **4 Stadien aus der Spermatogenese von Aphis saliceti.** Nach V. BAEHR.

Fig. 295—297. 3 Stadien der ersten Reifeteilung.

Fig. 295. Spindel der Spermatocyte mit 2 Tetraden und 1 Heterochromosom.

Fig. 296. Teilung in 2 ungleich große Tochterzellen, von denen die kleinere nur 2 Dyaden, die größere 2 Dyaden und das Heterochromosom empfängt.

Fig. 297. Die aus der Teilung hervorgegangenen 2 ungleich großen Präspermatiden, von denen nur die größere das Heterochromosom besitzt.

Fig. 298. Die kleinere Präspermatide B geht zugrunde, die größere teilt sich noch einmal in 2 Spermatiden, von denen jeder außer den 2 typischen Tochterchromosomen auch ein Teilstück, das Heterochromosom, enthält.

Parthenogenese, in welchen geschlechtlich erzeugte Generationen mit ungeschlechtlichen einen gesetzmäßigen Zyklus bilden. Bei Blattläusen, wie Aphis saliceti und bei Rebläusen (Phylloxera) entwickeln sich aus befruchteten Eiern stets nur Weibchen. Würde hier also die Befruchtung auch durch zwei Arten von Samenfäden geschehen, so würde sich dieser Umstand zu Ungunsten der Hypothese verwerten lassen. Das nähere Studium der Spermiogenese hat jedoch auch diesen Fall zu ihren Gunsten entschieden. Bei Aphis saliceti z. B. finden sich im Kern der Spermatocyte zwei gewöhnliche und ein X-Chromosom (Fig. 295). Sie werden bei der ersten Reifungsteilung in der für den Protenor-Typus beschriebenen Weise auf die beiden Präspermatiden in ungleicher Weise derart verteilt, daß jede von ihnen 2 Tochterchromosomen, aber nur eine das ungeteilte X-Chromosom empfängt (Fig. 296, 297).

Es werden also auch hier zwei Arten von Präspermatiden gebildet, aber von ihnen beginnt hierauf die eine Art, welche des X-Chromosoms entbehrt, zu verkümmern und zugrunde zu gehen (Fig. 298 B), während die andere (A) sich noch einmal in gleichmäßiger Weise teilt und

Digitized by Google

2 Spermatiden liefert, von denen jede außer den beiden typischen Tochterchromosomen auch ein X-Chromosom erhält. Daher werden bei Aphis — und das gleiche gilt für Phylloxera — alle Eier, aus denen sich parthenogenetische Weibchen entwickeln, nur von Spermatozoen mit dem „weibchenbestimmenden X-Element“ befruchtet. Denn die andere Sorte von Samenfäden war ja im Verlauf der Spermiogenese zugrunde gegangen.

Wenn später bei Beginn der ungünstigen Jahreszeit in den parthenogenetisch erzeugten Weibchen Eier entstehen, die teils zu Männchen, teils zu Weibchen werden, so hat sich auch für dieses Verhältnis eine cytologische Erklärung gefunden. Ein Teil der Eier bildet einen einzigen Richtungskörper, durch welchen von den beiden X-Chromosomen eines ausgestoßen wird, während der andere Teil beide X-Elemente zurückbehält. Dieser liefert die weiblichen, jener die männlichen Individuen.

Kürzlich hat Seiler bei Schmetterlingen, namentlich bei einigen Arten von Psychiden, feststellen können, daß bei ihnen im Gegensatz zu allen bisher beschriebenen Fällen, wo das männliche Geschlecht das digametische war, umgekehrt das weibliche Geschlecht zweierlei reife Eizellen produziert. Während die männlichen Geschlechtszellen vor der Reife eine gerade Chromosomenzahl besitzen, ist in den Ovogonien und Ovocyten ein Chromosom weniger enthalten; dies ungepaarte Chromosom ist daher als Heterochromosom zu bezeichnen. Bei der Eireife entstehen nun durch die Richtungskörperbildung zweierlei Sorten von Eiern, solche mit und solche ohne Heterochromosom. Durch Befruchtung mit Samenfäden, die ihrerseits alle ein Heterochromosom besitzen, werden daher zweierlei Embryonen gebildet; die einen besitzen 2 Heterochromosomen und werden zu Männchen, die anderen mit nur 1 Heterochromosom werden zu Weibchen. Bezeichnen wir das Heterochromosom mit x, alle übrigen Chromosomen, die man auch als Autosomen dem Heterochromosomen gegenübergestellt hat, mit n, so lautet nach Seiler das einfachste Schema für einen Chromosomenzyklus eines Schmetterlings, wie folgt:

Zygoten	Gameten	Zygoten
♀ = 2n + x	n	2n + x = ♀
	n + x	
♂ = 2n + 2x	n + x	2n + 2x = ♂
	n + x	

Derartige Entdeckungen lehren gewiß, daß die mikroskopische Forschung, wie es von einzelnen Seiten behauptet wird, nichts weniger als erschöpft ist. Die wenn auch mühsamen Chromosomenstudien stellen neben vielen anderen Richtungen mikroskopischer Forschung, zumal wenn sie von der vergleichenden Methode beherrscht und geleitet werden, ein Gebiet dar, auf dem noch reiche Ausbeute für wirkliche biologische Erkenntnis zu erwarten ist.

III. Ueberfruchtung (Polyspermie).

Es kann für das Tierreich als ein allgemeines Gesetz festgestellt werden, daß die normale Befruchtung stets nur durch einen einzigen Samenfaden erfolgt. Unter abnormen Bedingungen können indessen in das Ei auch 2, 3 und noch viel zahlreichere Samenfäden eindringen und

Digitized by Google

dadurch Erscheinungen hervorrufen, für die der Name Ueberfruchtung oder Polyspermie von O. und R. Hertwig eingeführt worden ist.

Man kann Ueberfruchtung künstlich hervorrufen, wenn man die Eier auf experimentellem Wege schädigt, sei es daß man sie nach ihrer Entleerung aus dem Muttertier längere Zeit unbefruchtet liegen läßt, z. B. Echinodermeneier im Meerwasser, sei es daß man sie vorübergehend in eine höhere oder eine niedere Temperatur bringt und so in eine Wärme- oder Kältestarre versetzt, sei es daß man sie durch chemische Mittel beeinflußt, sie chloroformiert oder mit Chloralhydrat, Morphium, Strychnin, Nikotin, Chinin etc. behandelt, sei es daß man sie auf mechanischem Wege (durch Schütteln) alteriert (O. und R. Hertwig VIII 1887). Interessant ist es, bei allen diesen Mitteln zu sehen, wie der Grad der Ueberfruchtung gewissermaßen zu dem Grad der Schädigung in einer Proportion steht (Hertwig), wie Samenfäden sich z. B. in Eier, die schwach mit Chloral behandelt sind, in geringer Zahl, dagegen zahlreicher in stärker narkotisierte Eier einbohren. Uebrigens läßt sich auch bei vollkommen normal beschaffenen Eiern Ueberfruchtung durch einen einfachen Kunstgriff hervorrufen, nämlich dadurch, daß man sehr konzentrierten Samen verwendet, weil dann mehreren Samenfäden Gelegenheit geboten wird, sich gleichzeitig an das Ei anzusetzen und einzudringen, ehe noch eine Dotterhaut hat gebildet werden können (Boveri, Brachet, Herlant).

Ueberfruchtung ist unverträglich mit einem normalen Entwicklungsverlauf. Wie bei Seeigeleiern sich leicht verfolgen läßt, verbinden sich beim Eindringen von zahlreicheren Samenfäden selten mehr als 2 Spermakerne mit dem Eikern (Fig. 128 A und B), während die übrigen in einiger Entfernung von ihm sich in haploide Samenspindeln umwandeln. In der Folge werden die allerverschiedenartigsten pluripolaren Mitosen gebildet, welche schon auf p. 235 eine kurze Besprechung gefunden haben. Unter diesen Umständen kann es zu keinem regulären Furchungsprozeß kommen. Gewöhnlich teilen sich derartig überfruchtete Eier sehr verspätet plötzlich in viele kleinere und größere Stücke durch einen Vorgang, den O. und R. Hertwig zuerst als Knospenfurchung beschrieben haben. Es entstehen aus ihnen unregelmäßige Maulbeerkugeln mit ungleich großen Zellen; aus diesen werden dann Keimblasen, die ein pathologisches Aussehen darbieten; da ihre Höhle von ausgestoßenen Körnern und Kugeln erfüllt ist, haben sie den Namen Stereoblastulae (O. und R. Hertwig) erhalten. Gewöhnlich sterben die Keime infolge der Ueberfruchtung auf diesem Stadium ab, selten entwickeln sich einige von ihnen noch etwas weiter, ehe sie ebenfalls zerfallen.

Normaler gestaltet sich am Anfang die Entwicklung von doppelt befruchteten oder, wie man sich kurz ausdrücken kann, von dispermen Eiern. Aus dem Eikern, der sich mit 2 Samenkernen verbunden hat, der 2 Zentrosomen und bald durch ihre Teilung deren 4 besitzt, entsteht eine sehr regelmäßige, vierstrahlige Figur oder ein Tetraster (Hertwig, Fol).

Zu derselben Zeit, in der normal befruchtete Eier sich zweiteilen, zerfallen die dispermen durch Ausbildung einer doppelten und gekreuzten Teilungsebene in 4 Zellen und behalten auch im weiteren Verlauf diesen Vorsprung in der Entwicklung bei. Mit ihrem Studium hat sich Boveri, indem er disperme und in gleicher Weise auch trisperme Eier isolierte und bei getrennter Zucht weiter verfolgte, eingehend beschäftigt und

festgestellt, daß ihre Entwicklungsfähigkeit über das Keimblasenstadium ebenfalls nicht weiter hinausgeht, obwohl die Zellteilung ja äußerlich ein fast normales Aussehen darbietet. In seinen Versuchen konnte die Verminderung der Entwicklungsfähigkeit nicht auf eine Schädigung des Protoplasma zurückgeführt werden, da er zu seinen Versuchen ganz normale frische Eier benutzt und die Ueberfruchtung nur durch Verwendung einer stärker konzentrierten Samenflüssigkeit erzielt hatte. Die Ursache kann daher nur in der Kernsubstanz zu suchen sein. In betreff derselben stellt BOVERI die Hypothese auf, daß die einzelnen Chromosomen ungleichwertig sind und daß sie infolge der Bildung pluripolarer Mitose (z. B. des Tetrasters) nicht nur in ungleicher Zahl, sondern auch in abnormer Kombination auf die Tochterzellen bei der Teilung übertragen werden. Dementsprechend sucht er in der gestörten Qualitätenkombination durch Verbindung nicht zusammengehöriger Chromosomen in den einzelnen Embryonalzellen das schädigende Moment bei der Entwicklung dispermer und polyspermer Keime.

Nehmen wir z. B. den Tetraster eines dispermen Eies von Strongylocentrotus. Aus 3 haploiden Kernen mit 18 Chromosomen entstanden, muß er deren 54 besitzen. Dieselben verteilen sich bei der vierpoligen Karyokinese auf die 4 Spindeln, welche zwischen den 4 Zentrosomen des Tetrasters entstanden sind. Wie ihre Verteilung hierbei erfolgt, hängt viel von Zufälligkeiten ab und ist im Endergebnis jedenfalls eine sehr unregelmäßige, da man bei Durchmusterung vieler Tetraster die Zahl der Chromosomen auf den einzelnen Spindeln sehr erheblich schwanken sieht. So nimmt in einem Beispiel BOVERI an, daß von den 54 Chromosomen eine Spindel 26, eine zweite 12, eine dritte 10 und die vierte nur 6 erhalten hat. Dementsprechend fallen auch die Kerne bei der simultanen Bildung der 4 Tochterzellen sehr verschieden aus, da der eine 18, der zweite 22, der dritte 32 und der vierte 36 Chromosomen in sich aufnimmt. Das derart gestörte Verhältnis in der Chromatinverteilung ist für den weiteren pathologischen Verlauf verantwortlich zu machen.

Durch BRACHET und HERLANT ist neuerdings die Ueberfruchtung von Froscheiern zum Gegenstand eingehender und ergebnisreicher Studien gemacht worden. Sie wurde auch durch Verwendung von stark konzentriertem Samen hervorgerufen. Die Zahl der eingedrungenen Samenfäden kann sich von 2 bis auf 100 und mehr belaufen. Von ihnen kopuliert unter allen Umständen nur ein einziger Spermakern mit dem Eikern, während die übrigen, solange ihre Zahl nicht eine gewisse Grenze übersteigt, sich in der animalen Rinde in gleichen Abständen verteilen und zu Spermaspindeln umwandeln.

Nach der Zahl der eingedrungenen Samenfäden richtet sich der weitere Verlauf der Teilung. In dispermen Eiern bilden sich 2 Spindeln aus, eine diploide aus dem verschmolzenen Ei- und Samenkern (Amphicaryon) und eine haploide Spermaspindel (Monocaryon). Sich gegenseitig in ihrer Lage beeinflussend, nehmen sie eine parallele Stellung zueinander ein (Fig. 299), wie in dem Doppelspindeltypus, welchen schon BOVERI in dem dispermen Seeigelei zuweilen neben dem Tetraster beobachtet und analisiert hat. Das Froschei wird in diesem Fall wie ein normal befruchtetes regelmäßig in zwei Hälften geteilt, von denen aber jede 2 Tochterkerne besitzt, einen diploiden und einen haploiden. Wenn sich darauf jeder der beiden Kerne wieder für sich in eine Spindel um-

wandelt, zerfällt das Ei gleichzeitig in 6 Stücke, jede Halbkugel in 3 in der durch Fig. 300 angegebenen Weise. Von ihnen sind 4 Embryonalzellen mit einem einfachen Kern, und zwar 2 mit einem haploiden ♂ und 2 mit einem diploiden Kern ⚥ versehen, je nachdem sie von der Spermaspindel oder dem Keimkern abstammen. Die 2 größeren mittleren Zellen aber bergen 2 Kerne, nämlich jede einen haploiden und einen diploiden Kern.

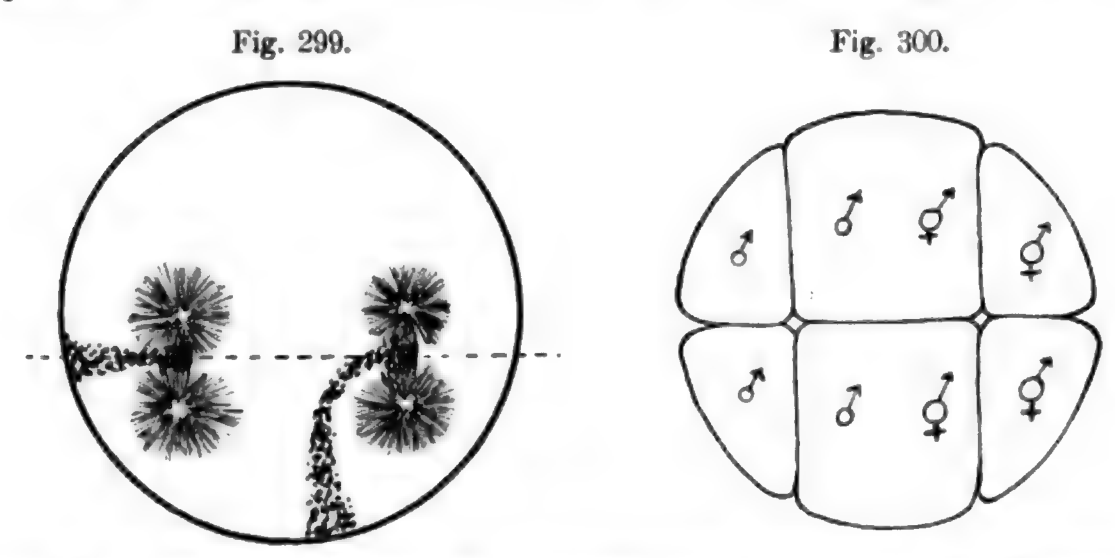


Fig. 299. **Froschei, das von 2 Samenfäden befruchtet ist (dispermes).** Nach HERLANT.

Fig. 300. **Zweites Furchungsstadium eines dispermen Froscheies.** Nach HERLANT.

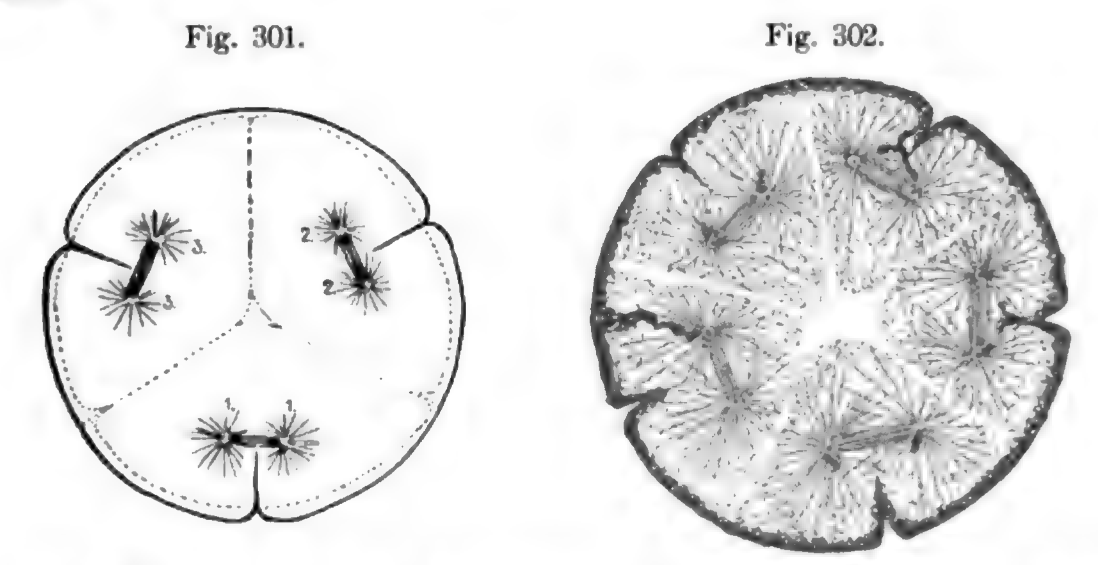


Fig. 301. **Trispermes, von 3 Samenfäden befruchtetes Froschei.** Die punktierten Linien zeigen die Grenzen der Spermaenergiden an.

Fig. 302. **Froschei, das von 5 Samenfäden befruchtet ist (Pentaspermie).** Nach BRACHET.

Wenn die Ueberfruchtung durch 3 oder mehr Samenfäden erfolgt ist, doch so, daß ihre Gesamtzahl nicht 12—15 übersteigt, verteilen sich die getrennt bleibenden Spermakerne über die pigmentierte animale Oberfläche des Eies, und indem sie vermöge ihrer Zentrosomen eine anziehende Wirkung auf das Protoplasma ihrer Umgebung ausüben, werden sie der Ausgangspunkt für eine entsprechende Anzahl von Territorien, die durch neutrale Zonen gegeneinander abgegrenzt und als

Digitized by Google

Spermaenergiden von BRACHET bezeichnet worden sind. Zwischen ihnen stellt sich ein Zustand des Gleichgewichts her. Indem weiterhin sich die Samenkerne und der befruchtete Eikern gleichzeitig in Spindeln umwandeln, bilden sich senkrecht zur Längsachse derselben so viele Teilebenen aus, als Samenfäden eingedrungen sind, und zerlegen das Ei in eine dementsprechende Anzahl von Embryonalzellen (Barockfurchung von BORN). Bei Trispermie (Fig. 301) teilt sich also das Ei in 3, bei fünffacher Befruchtung (Fig. 302) in 5 Stücke und so weiter. Jede Zelle erhält dabei 2 Tochterkerne und 2 Zentrosomen mit ihren Sphären zugeteilt. Je nach ihrer Lage zueinander können die beiden Tochterkerne auch weiterhin getrennt bleiben und sich wieder für sich zu Spindeln umwandeln, oder sie verschmelzen bei größerer Annäherung untereinander und dienen zum Ausgangspunkt für pluripolare Mitosen.

Wenn die Ueberfruchtung eine sehr starke ist, so entstehen aus einer Anzahl nahe beieinander eingedrungener Samenfäden, ehe noch ihre Zentrosomen in Aktion getreten sind, Haufen und Ketten von Spermakernen; diese wandeln sich dann weiterhin in pluripolare Mitosen um. In solchen Fällen bleibt das Ei ungeteilt und beginnt sehr früh zu zerfallen. Aber auch bei mittleren Graden der Ueberfruchtung ist es dem Untergang geweiht, der auf dem Blastulastadium oder etwas später eintritt. Am längsten lassen sich di- und trisperme Eier züchten. Doch auch die aus ihnen entstehenden Larven werden pathologisch und sterben früher oder später ab.

Außer der bisher besprochenen pathologischen Ueberfruchtung kommt ein Eindringen mehrerer Samenfäden auch normalerweise bei manchen Tierarten vor, deren Eier sehr dotterreich sind. In diesen Fällen kann man von einer physiologischen Ueberfruchtung zum Unterschied von der pathologischen sprechen. Sie ist bei vielen Arthropoden durch BLOCHMANN und HENKING, bei Selachiern und Reptilien durch RÜCKERT und OPPEL beobachtet worden. Die beiden letztgenannten Forscher haben hierbei die interessante Beobachtung gemacht, daß von den in das Ei eindringenden Samenfäden nur einer mit dem Eikern kopuliert und daß von ihrem Verschmelzungsprodukt allein die Kerne aller Embryonalzellen abstammen, während die übrigen, in Mehrzahl vorhandenen Samenkerne außerhalb der Keimscheibe im Dotter liegen bleiben, wo sie zum Teil den Merocyten den Ursprung geben. Hieraus erklärt sich leicht, warum die physiologische Ueberfruchtung bei Reptilien und Vögeln die embryonale Entwicklung nicht schädigt. Entsteht doch der Embryo allein aus der Keimscheibe, in welche auch hier wie beim holoblastischen Ei nur ein Samenfaden eindringt.

IV. Beobachtungen, betreffend das weitere Schicksal des beim Befruchtungsakt vereinten väterlichen und mütterlichen Chromatins des Keimkerns.

a) Die Autonomie des väterlichen und mütterlichen Chromatins.

Nach der Entdeckung des Befruchtungsprozesses wurde alsbald von verschiedenen Seiten mit Recht die Frage aufgeworfen, ob im Keimkern sich das väterliche und das mütterliche Chromatin beim weiteren Verlauf der Entwicklung getrennt erhalten oder ob zwischen beiden allmählich eine Verschmelzung eintritt. Durch Beobachtung wurde eine Entscheidung herbeizuführen gesucht. Zugunsten der ersten Alternative ließ sich die von VAN BENEDEN festgestellte Tatsache verwerten, daß im Ei von Ascaris Ei- und Samenkern lange Zeit getrennt bleiben, jeder für sich gleich viel Chromosomen bildet und der Furchungsspindel

Digitized by Google

liefert, und daß die Teilprodukte dieser Chromosomen auf die beiden ersten Embryonalzellen so verteilt werden, daß jede gleich viel Tochterchromosomen vom Eikern wie vom Samenkern erhält.

Es konnte auf diesem Fundament die Hypothese (van Beneden, Boveri) aufgestellt werden, daß in allen vom befruchteten Ei abstammenden Zellen die Chromosomen ihrer Kerne zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Herkunft sind. Die Lehre von der Individualität der Chromosomen gab ja dieser Annahme auch eine weitere, theoretische Stütze. Seitdem sind noch mehrere Tatsachen an anderen Objekten aufgefunden worden, welche, um einen von Haecker vorgeschlagenen Ausdruck zu gebrauchen, für die Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen sprechen. Während bei Ascaris sich die Autonomie nur für das erste Teilstadium mit völliger Sicherheit behaupten läßt, haben Haecker, Rückert und Conklin bei einigen Tierarten Beobachtungen gemacht, welche das gleiche für spätere Zellgenerationen beweisen sollen.

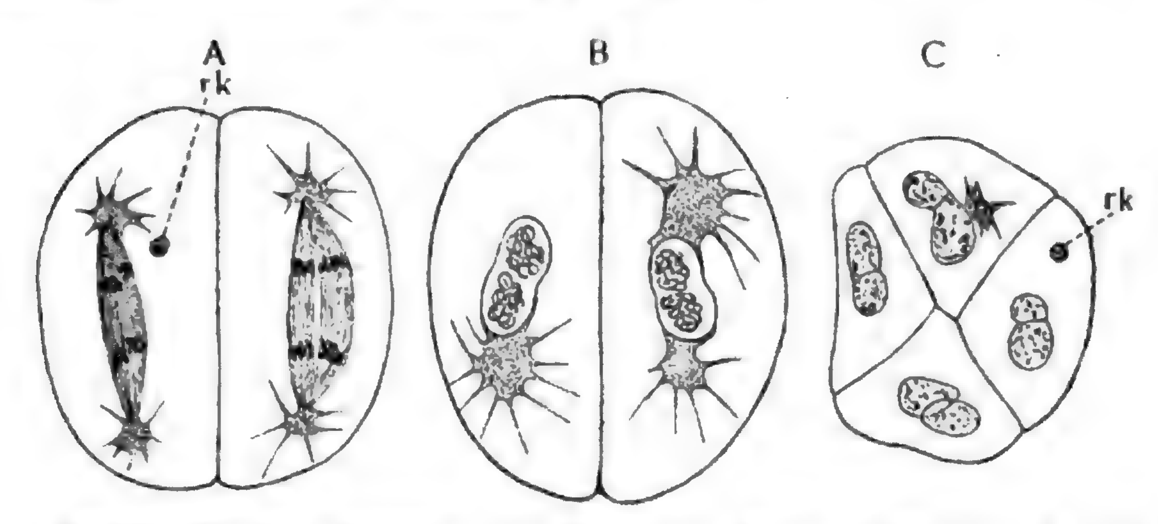


Fig. 303. **Furchungsstadien des Eies von Cyclops (strenuus A und B, brevicornis C),** um die Gonomerie der Kerne (C) und die Autonomie des väterlichen und des mütterlichen Chromatins zu beweisen. Nach Rückert und Haecker.

Haecker hat für Cyclops brevicornis, Rückert für Cyclops strenuus gefunden, daß die Kerne der Embryonalzellen auf späteren Stadien der Entwicklung eine Zusammensetzung aus zwei Hälften erkennen lassen (Fig. 303). In vielen Zellen sahen sie statt eines einfachen zwei dicht nebeneinander gelagerte Kernbläschen oder einen zweilappigen Kern (Fig. 304) mit einer nach innen einspringenden Scheidewand. Wenn die Kerne sich zur Teilung anschickten, bildeten sich zwei mehr oder minder getrennte Fadenknäuel (Fig. 303 B). Auch die Spindel erscheint häufig wie aus zwei parallel gelagerten Spindeln mit zwei getrennten Gruppen von Chromosomen (Fig. 303 A) zusammengesetzt. Ferner sind zweiteilige Kerne von Conklin noch bei Crepidula (Fig. 305) gefunden worden. Haecker hat den zweiteiligen Zustand der Kerne als Gonomerie oder ihren gonomeren Zustand und die beiden Hälften (Fig. 305) als die Gonomeren bezeichnet. Wie Rückert ist er der Ansicht, daß derartige Bilder sich als Beweis für das Selbständigbleiben oder für die Autonomie der mütterlichen und der väterlichen Kernsubstanzen und gegen die Annahme einer gegenseitigen Vermischung beider verwerten lassen. Haecker will ferner einen Hinweis auf die Zusammensetzung des Kerns aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte auch in

dem häufig zu beobachtenden, symmetrischen Auftreten zweier Nukleolen erkennen. Doch will uns scheinen, als ob dieser Beweis etwas weit hergeholt sei und als ob ein innerer Zusammenhang zwischen dem paarigen Auftreten der Nukleolen und dem gesonderten Fortbestehen individueller Chromosomen fehle. Denn wie HAECKER ja selbst darstellt, sind die Nukleolen Gebilde, die sich bei den Teilungen auflösen und dann wieder neu bilden; auch beschreibt er selbst, daß bei längerer Kernruhe beide Nukleolen zu einem einzigen verschmelzen und daß häufig noch Nebennukleolen neben zwei größeren Hauptnukleolen beobchtet werden.

Somit ist das Beobachtungsmaterial, auf welches sich die Lehre von der Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen begründen läßt, zurzeit noch als ein sehr spärliches zu bezeichnen. Auf die theoretische Seite der Frage soll erst später in anderem Zusammenhang noch näher eingegangen werden.

Fig. 304.

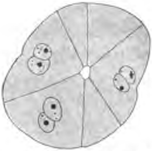


Fig. 305.

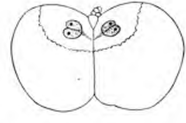


Fig. 304. **16-Zellenstadium von Cyclops brevicornis.** Nach HAECKER.
Fig. 305. **2-Zellenstadium von Crepidula.** Nach CONKLIN.

b) Die Synapsis.

Die beiden in naher Beziehung zueinander stehenden Hypothesen von der Individualität der Chromosomen und von der Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanz haben in den letzten Jahren eine Ergänzung durch eine dritte Hypothese erfahren, die, wenn sie eine richtige Interpretation der Tatsachen gibt, von großer Bedeutung ist. Ihr zufolge soll es am Beginn der Reifung der Ei- und Samenzelle zu einer Konjugation oder Kopulation der bis dahin getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen kommen. Die Hypothese ist von den amerikanischen Forschern MONTGOMERY (XI 1901), SUTTON (XI 1902, 1903), MC CLUNG (XI 1901) aufgestellt und von HAECKER, BOVERI, STRASBURGER, MORGAN u. a. angenommen worden.

Die Konjugation soll vor sich gehen auf einem Stadium der Ei- und Samenreife, das MOORE in seiner Arbeit über die Spermatogenese der Selachier (XI 1896) als Synapsis bezeichnet hat. (συνάπτω, to fuse together.) Auf dem Stadium, das längere Zeit währt, findet man das Chromatin in einer Hälfte des Kerns dichter zusammengedrängt, in einer Gegend, wo nach außen von der Kernmembran im Protoplasma auch die Sphäre mit dem Zentrosom gelegen ist. Im Anschluß hieran

Digitized by Google

tritt dann später wieder eine Lockerung ein, und es zerfällt jetzt der sich deutlicher differenzierende Kernfaden, wie schon früher besprochen wurde, in Segmente, welche der halben Chromosomenzahl entsprechen und daher bivalent sind. Die weitere Folge ist die Bildung der Vierergruppen, die wir ja schon früher auf die paarige Vereinigung von Mutterchromosomen, die früh in Tochterchromosomen gespalten sind, zurückgeführt haben.

Hier läßt sich die Frage aufwerfen, was hat diese Vereinigung für eine Bedeutung und für einen Zweck?

Montgomery, überzeugt von der Richtigkeit der Individualitätshypothese der Chromosomen, sprach zuerst die Ansicht aus, daß während der Synapsis eine Konjugation oder Kopulation zweier univalenter Chromosomen zu einem bivalenten Element stattfinde, und daß von den kopulierenden Chromosomen das eine mütterlicher, das andere väterlicher Herkunft sei. Bei der Reduktionsteilung werde die Copula wieder in ihre Bestandteile getrennt. Zugunsten seiner Hypothese führt Montgomery folgende drei Argumente an:

Bei Ascaris megalocephala univalens sei zwei die normale Chromosomenzahl; Ei- und Samenkern besäßen nur ein einziges Element, erst durch ihre Vereinigung erhalte der Keimkern wieder zwei. Wenn daher beim Reifeprozeß der Spermatocyten und Ovocyten der nächsten Generation sich zwei univalente Chromosomen zu einem bivalenten in der Synapsis verbinden, so müsse eines väterlicher, das andere mütterlicher Herkunft sein.

Zweitens beobachtete Montgomery bei manchen Hemipteren, daß in ihren Ovo- und Spermatogonien zwei Chromosomen durch ihre Größe von den übrigen in auffallender Weise abweichen, daher sie von ihm als Heterochromosomen bezeichnet wurden. Während der Synapsis vereinigen sich letztere und werden durch die Reifeteilungen so verteilt, daß jeder Samenkörper und jedes reife Ei nur eines erhält. Wenn daher in der Synapsis der nächsten Generation wieder zwei Heterochromosomen in Paarung getroffen werden, so muß das eine vom Samenkern, das andere vom Eikern abstammen.

Drittens war von Mongomery bei mehreren Species, sowie von Sutton bei Brachystola bemerkt worden, daß die Chromosomen in der Spermato- und Ovogonie paarweise von sehr verschiedener Größe sind. In der Synapsis konjugieren aber stets nur Chromosomen von gleicher Größe und werden bei der Reifeteilung so verteilt, daß sowohl jede Eizelle als jede Samenzelle nur ein Element der Serie erhält. Bezeichnet man die Serie für den Samenkern mit A, B, C . . N und für den Eikern mit a, b, c . . n, so kommen durch die Befruchtung beide Serien in einem Kern zusammen. Später muß dann nach dem oben Gesagten A mit a, B mit b, C mit c . . N mit n in der Synapsis kopulieren, also ein Chromosom väterlicher mit einem solchen mütterlicher Herkunft.

Indem boveri (VIII 1904) sich diesen Ausführungen von Montgomery und Sutton anschließt, hält er es ebenfalls für wahrscheinlich, daß es sich bei der Zusammendrängung des Chromatins in der Synapsis um das gegenseitige Aufsuchen homologer, zuvor weit auseinander gelegener Chromosomen handele. Wenn sie in diesem Zeitpunkt eine Anziehung aufeinander ausüben, so müssen sie eine Umstimmung erfahren haben. Denn während der vorher herrschenden Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen haben ja die väterlichen Chromosomen untereinander und die mütterlichen untereinander eine

Digitized by Google

engere Affinität gezeigt. Ferner ist Boveri geneigt, der Kopulation noch eine tiefere Bedeutung durch die Annahme beizumessen, daß während ihrer Dauer die konjugierten Chromosomen gewisse Substanzen, wie zwei konjugierte Paramäcien austauschen und daher, wenn sie sich trennen, nicht mehr die gleichen wie zuvor sind.

Am weitesten ist bis jetzt der amerikanische Forscher Morgan (XI 1905) mit seinen Schülern in dem Versuch gegangen, die einzelnen Erbfaktoren in dem Aufbau der Chromosomen gleichsam zu lokalisieren. Eine Grundlage hierfür bieten ihm seine nach Mendels Methode ausgeführten Vererbungsexperimente von Drosophila ampelophila, bei der er zahlreiche Mutationen gezüchtet und mehr als 100 mendelnde Erbfaktoren hat feststellen können. Bei Drosophila sollen, wie von einigen Forschern beschrieben wird (Muller XI 1916) im Verlauf der Synapsis je 2 Chromosomen sich einmal oder zweimal überkreuzen oder umeinander wickeln, an den Berührungspunkten verschmelzen und sich dann später wieder so trennen, daß jetzt ein Austausch von Chromosomenstücken zwischen den Paaren stattfindet. Der Vorgang wird durch die beiden von Muller angefertigten Schemata (Fig. 306 A und B) für die einfachen und für die doppelte Ueberkreuzung veranschaulicht.

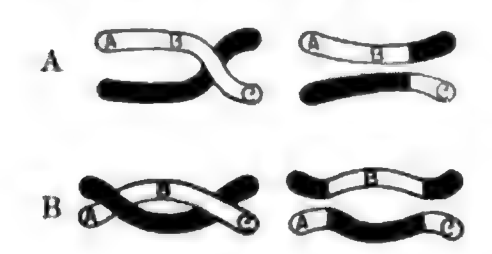


Fig. 306. A **Synapsis mit einfacher Ueberkreuzung („Chiasmatypie") (crossing over) und Austausch, der an einer Stelle jedes Chromosoms vor sich geht.** B **Synapsis mit doppelter Ueberkreuzung und Austausch, der an 2 Stellen jedes Chromosoms vor sich geht.** (Nach Muller aus Nachtsheim.)

Im weiteren Ausbau dieser Hypothesen sucht Morgan nachzuweisen, „in welchem Chromosom je ein Faktor für eine bestimmte Eigenschaft von Drosophila lokalisiert ist, ja er geht sogar noch weiter, er berechnet unter der Annahme einer linearen Anordnung der Erbfaktoren ihre Lage im Chromosom, d. h. den relativen Abstand einzelner Faktoren von anderen im gleichen Chromosom; er stellt durch seine Untersuchungen sozusagen die „Architektur" jedes einzelnen Chromosoms von Drosophila fest". (Nachtsheim XI 1909).

Indem ich mich auf eine sachliche Darstellung der Befunde und der an sie geknüpften weitausschauenden Hypothesen beschränke, werde ich an anderer Stelle, nachdem wir unseren Gesichtskreis zuvor noch mehr erweitert haben, auf ihre Beurteilung zurückkommen.

2. Die Befruchtung der Phanerogamen.

Mit den Ergebnissen auf tierischem Gebiet harmonieren in vollkommenster Weise die Entdeckungen des Befruchtungsprozesses bei den Phanerogamen, welche wir in erster Reihe den Arbeiten von Strasburger (XI 1884), Guignard (XI 1891) und Nawaschin (XI 1899, 1900) verdanken. Unter den Angiospermen bieten sich uns als geeignete Objekte für das Studium die Liliaceen, hauptsächlich Lilium Martagon und Fritillaria imperialis dar, unter den Gymnospermen verschiedene Coniferenarten.

Bei den Angiospermen sind die männlichen Zellen im Pollenkorn enthalten; die nackte Eizelle liegt im Embryosack (Fig. 307 *e*), umgeben von einigen anderen Zellen, die als Antipoden (*an*) (Gegenfüßlerinnen)

Digitized by Google

und Synergiden (Gehilfinnen) unterschieden werden. In ihrer unmittelbaren Nähe befindet sich noch der „sekundäre Embryosackkern“, der bei der Befruchtung ebenfalls eine Rolle spielt. Der Embryosack ist in die Samenanlage und diese selbst noch einmal in einen schützenden Behälter, den Fruchtknoten, eingeschlossen, der sich in den Griffel (*g*) mit der Narbe (*n*) verlängert.

Fig. 307.

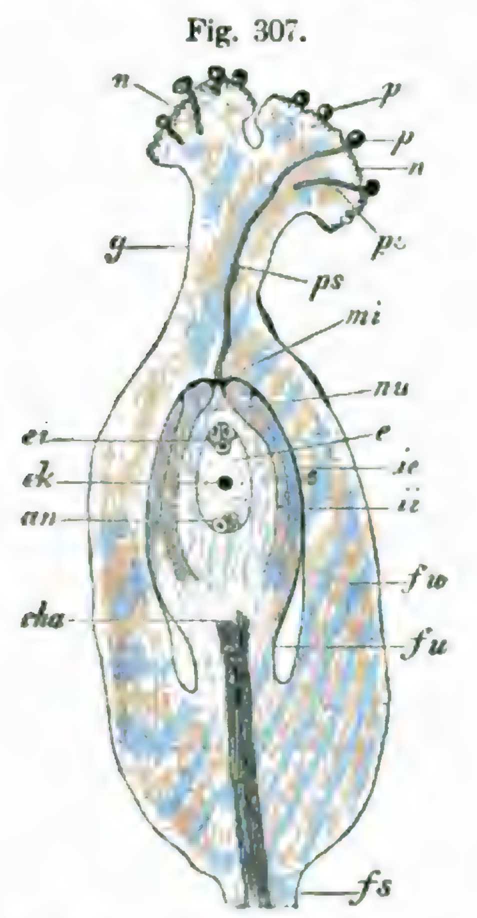


Fig. 308.

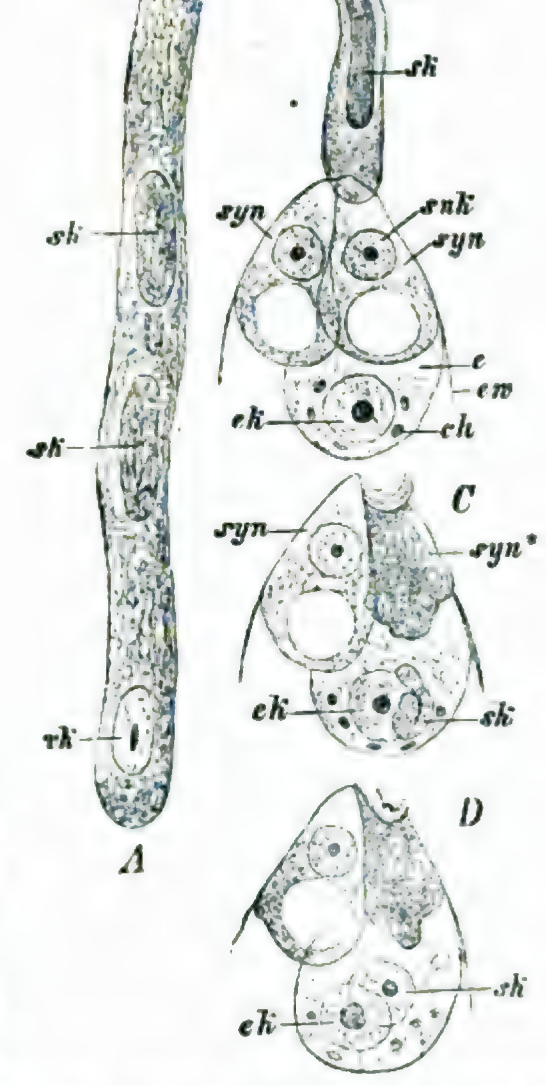


Fig. 307. **Fruchtknoten von Polygonum Convolvulus während der Befruchtung.** *fs* stielartige Basis, *fu* Funiculus, *cha* Chalaza, *nu* Nucellus, *mi* Mikropyle, *ii* inneres, *ie* äußeres Integument, *e* Embryosack, *ek* Embryosackkern, *ei* Eiapparat, *an* Antipoden, *g* Griffel, *n* Narbe, *p* Pollenkörner, *ps* Pollenschläuche. Nach STRASBURGER. Vergr. 48.

Fig. 308. **Der Befruchtungsvorgang bei einer phanerogamen, angiospermen Pflanze, etwas schematisiert.** A Ende des Pollenschlauches, in ihm die generativen Zellen (*sk*), welche je einen Spermakern enthalten, *vk* der vegetative Zellkern, der schließlich aufgelöst wird. Eier in aufeinanderfolgenden Stadien der Befruchtung, B—D. Bei B die ins Ei eindringende generative Zelle, mit Spermakern (*sk*), *syn* die in Rückbildung begriffenen Synergiden, *e* die Eizelle, *ek* Eikern, *ew* Embryosackwandung. In C Vereinigung von Spermakern (*sk*) und Eikern (*ek*). D Stadium vor der Verschmelzung zum Keimkern, *ch* die Anlagen der Chromatophoren. Nach STRASBURGER. Vergr. ca. 500.

Wenn das Pollenkorn auf die Narbe gelangt ist, beginnt sein Inhalt aus einer erweichten Stelle der Membran hervorzutreten und zu einem langen Schlauch (Fig. 307) auszuwachsen, der sich im Griffel nach abwärts einen Weg bahnt, bis er einen Embryosack (*e*) erreicht hat. Der Pollenschlauch birgt in seinem protoplasmatischen Inhalt einen vegetativen Kern (Fig. 308 A *vk*), welcher für die Befruchtung ohne Bedeutung

Digitized by Google

ist und schließlich aufgelöst wird, und zwei kleine generative Zellen (*sk*), welche wegen ihrer Rolle bei der Befruchtung sich den tierischen Samenfäden vergleichen lassen. Ihre Kerne sind daher auch von den Botanikern als Spermakerne bezeichnet worden. Wenn der Pollenschlauch bis an den Embryosack vorgedrungen ist, befinden sich die generativen Zellen an seinem äußersten freien Ende und treten hier durch die aufgequollene, erweichte Zellulosehaut hindurch. Ihre Kerne (Fig. 308 B *sk*) bahnen sich durch die Synergiden (*syn*) einen Weg zur Eizelle. Der eine von ihnen trifft bei seiner Wanderung bald auf den etwas umfangreicheren Eikern (Fig. 308 C *sk* und *ek*). Beide verschmelzen hierauf zum Keimkern (Fig. 308 D).

Die grundlegenden Entdeckungen von STRASBURGER und GUIGNARD haben später durch NAWASCHIN (XI 1899, 1900) eine sehr interessante Ergänzung erfahren. Durch ihn wurde bei verschiedenen Vertretern der Angiospermen noch eine „zweite Befruchtung“ entdeckt, welche für die Botaniker, wie sich STRASBURGER (XI 1900) ausdrückte, „eine Ueberraschung bildete, die alle Ehre der Unbefangenheit und der Beobachtungsgabe desjenigen machte, dem sie gelang“.

Die zweite Befruchtung besteht darin, daß mit dem sekundären Embryosackkern, der selbst durch Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangen ist (Fig. 309 A *ek*), sich der zweite der beiden generativen Kerne des Pollenschlauches (sp_2) verbindet und so gleichfalls einen gemischten Kern entstehen läßt, der die Substanzen zweier Elternindividuen, einer weiblichen und einer männlichen Pflanze, in sich vereinigt. Die im Pollenschlauchende eingeschlossenen zwei generativen Kerne sind bei manchen Angiospermen wurmförmig gestaltet (Fig. 309 B sp_1 und sp_2).

Die beiden bei Angiospermen beobachteten Kernkopulationen hat STRASBURGER (XI 1900, 1901) als die generative und die vegetative Befruchtung unterschieden. Generative Befruchtung ist die Verschmelzung von Ei- und Spermakern. Vegetative Befruchtung ist dagegen die Verschmelzung vom sekundären Embryosackkern mit dem zweiten der generativen Kerne. Während die erste zur Entstehung einer neuen Pflanze führt, legt die zweite den Grund zur Entstehung des Endosperms. Dieses zeigt daher auch gemischte elterliche Eigenschaften, die sehr deutlich bei Bastardierung verwandter Pflanzenarten an der Entstehung eines „Bastardendosperms“ zu erkennen sind. Mit Recht sieht STRASBURGER hierin einen neuen, schönen Beweis für die Ansicht, „daß die Zellkerne wirklich die Träger der erblichen Eigenschaften sind“. Auf diesen Punkt wird später noch einmal zurückzukommen sein.

Einfacher als bei den Angiospermen gestaltet sich die Befruchtung bei den Gymnospermen, da sie nur eine generative ist; denn die von NAWASCHIN entdeckte vegetative Befruchtung kommt hier nicht vor. Als Beispiel diene der Vorgang bei Picea excelsa. Nachdem der Pollenschlauch durch die empfängnisreife Samenanlage bis zur Eizelle vorgedrungen ist (Fig. 310), gelangt sein Spermakern durch die aufgequollene Zellulosehaut in das Eiplasma hinein (Fig. 311 B *sn*); er ist kleiner als der Eikern, wandert auf ihn zu, legt sich ihm dicht an (Fig. 311 C) und verschmilzt mit ihm zum Keimkern.

Auch in den weiblichen und männlichen Geschlechtszellen der Phanerogamen ist von den Botanikern ein Vorgang nachgewiesen worden, welcher sich der im Tierreich allgemein verbreiteten Reduktionsteilung

Digitized by Google

an die Seite stellen läßt und zu ihr sehr weitgehende Analogien, fast in jedem Stadium, darbietet. Während z. B. bei Lilium Martagon die gewöhnlichen Kerne bei ihrer Teilung 24 Chromosome entwickeln, die sich in zweimal

Fig. 309.

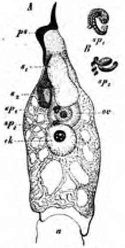


Fig. 310.

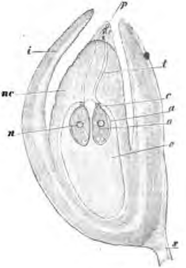


Fig. 309. A **Embryosack von Helianthus annuus.** Nach Nawaschin. B **Die männlichen Kerne daraus stärker vergrößert.** *ps* Pollenschlauch, s_1 s_2 Synergiden, sp_1 sp_2 männliche Kerne, *ov* Eizelle, *ek* Embryosackkern, *a* Antipoden.

Fig. 310. **Medianer Längsschnitt durch die empfängnisreife Samenanlage von Picea excelsa.** *e* Embryosack mit dem Prothallium gefüllt, *a* Bauchteil, *c* Halsstiel eines Archegonium, *o* Eizelle, *n* der Eikern, *nc* der Nucellus, *p* Pollenkörner auf und in der Knospenwarze, *t* Pollenschläuche, *i* Integument, *s* der Samenflügel. Nach Strasburger.

Fig. 311

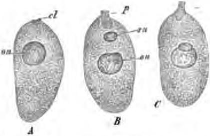


Fig. 311. **Befruchtung des Eies von Picea excelsa.** Nach Coulter und Chamberlain. A reifes Ei mit Eikern (*on*), Bauchkanalzelle (*cl*), B Eintritt des befruchtenden, männlichen Kerns (*sn*) ins Ei aus dem Pollenschlauch (*p*), C Vereinigung von Eikern und Spermakern zum Keimkern. 60fache Vergr.

24 Tochtersegmente der Länge nach spalten, ist beim Ei- und Samenkern eine Reduktion auf 12 Segmente herbeigeführt worden. Erst aus ihrer Vereinigung entsteht wieder ein Vollkern, die erste Teilungsspindel mit 24 Chromosomen, von denen 12 väterlicher, 12 mütterlicher Abstammung sind.

Digitized by Google

Die Reduktion ist an den Pollenmutterzellen am leichtesten zu verfolgen. Von ihr hat STRASBURGER eine übersichtliche Zusammenstellung der einzelnen Stadien gegeben (Fig. 312). Wie bei Tieren findet sich das als Synapsis bezeichnete Stadium, in welchem sich aus dem vorher gleichmäßig verteilten Kernnetz (Fig. 312, 1 und 2) die chromatische

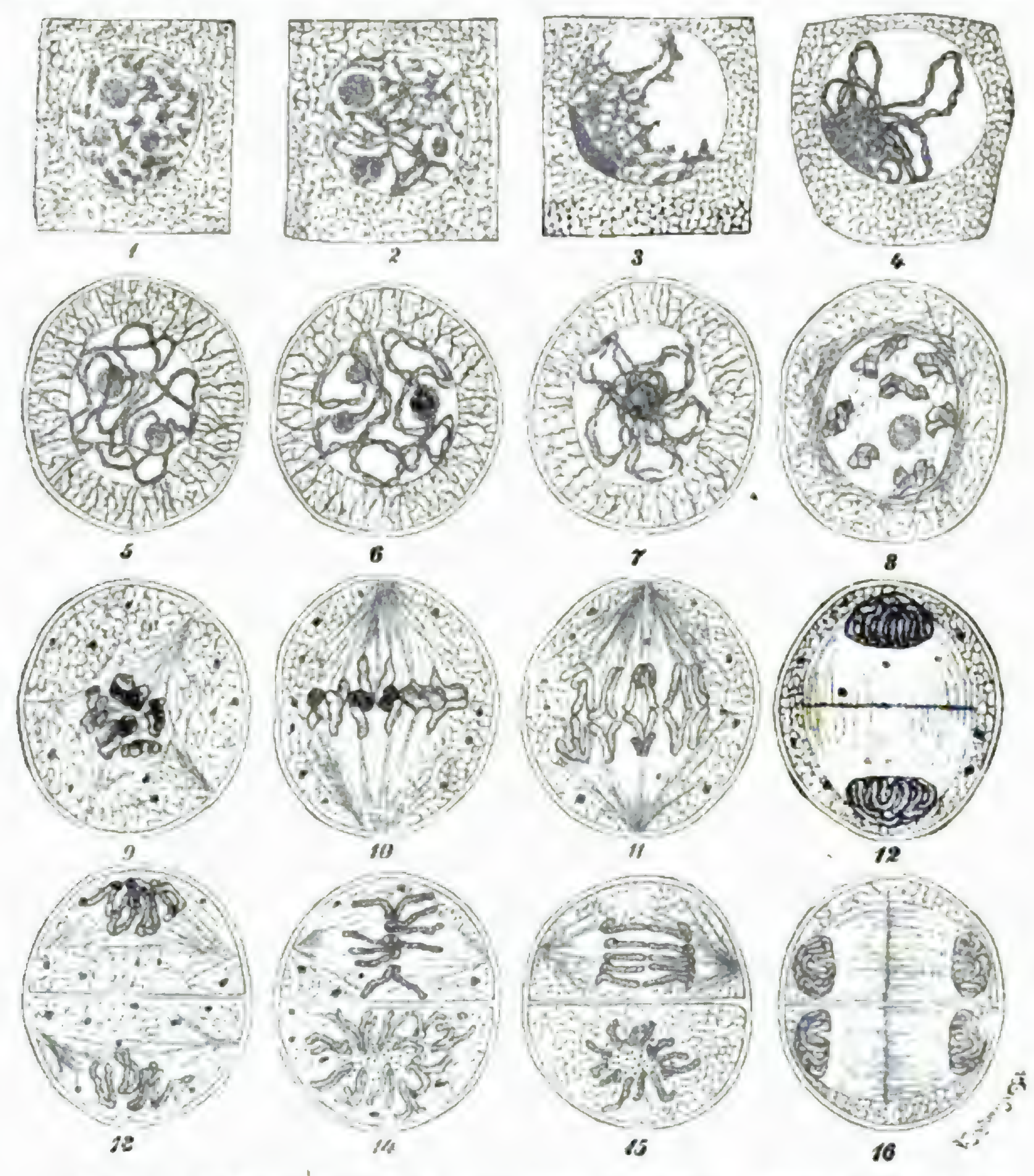


Fig. 312. **Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung, etwas schematisiert.** Nach STRASBURGER. 1 Mutterzelle mit ruhendem Kern. 2 Die Sonderung der Chromosomen. 3 Synapsis. 4 Doppelfäden in Verschmelzung begriffen. 5 Der aus den verschmolzenen Doppelfäden entstandene, einen scheinbar einfachen Faden zeigende Knäuel. 6 Wiedererfolgende Trennung der Fäden; der Knäuel noch unsegmentiert. 7 Der Knäuel quer segmentiert, Doppelchromosomen. 8 Verkürzung der Doppelchromosomen. 9 Multipolare Spindelanlage. 10 Kernspindel, die Kernplatte von Doppelchromosomen gebildet. 11 Reduktionsleitung; die auseinanderweichenden Chromosomen zeigen eine teilweise Trennung ihrer Längshälften. 12 Anlagen der Tochterkerne. 13 Die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht. 14 Tochterkernspindeln. 15 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. 16 Anlage der Enkelkerne. Vergr. etwa 800.

Substanz auf einen kleinen Bezirk des Kerns zusammenzieht (Fig. 312, 3 und 4). Wenn darauf wieder eine mehr lockere Anordnung eintritt, lassen sich zarte, geschlängelte Chromatinfäden unterscheiden, die doppelt sind, da sich ein feiner, durch sie hindurchgehender Längsspalt bei starker Vergrößerung nachweisen läßt. Der Doppelfaden könnte, wie früher vielfach angenommen wurde und woran von einigen Autoren auch jetzt noch festgehalten wird, durch einfache Längsspaltung eines ursprünglich einfachen Mutterfadens entstanden sein; doch sind zurzeit wohl die meisten Botaniker, und unter ihnen STRASBURGER, der Ansicht, daß vorher getrennte Fäden sich während der Synapsis paarweise ihrer Länge nach zu einem Doppelfaden aneinandergelegt haben. Vorübergehend verschwindet dann der Längsspalt, und es wird der Kernraum von einem einzigen, etwas dickeren Faden ausgefüllt, welcher jetzt zugleich einen lockeren Knäuel bildet (Fig. 312, 5). Nach einiger Zeit tritt indessen der Längsspalt, und zwar noch deutlicher wie früher, hervor (Nr. 6). Auch zerfällt jetzt der lange Doppelfaden durch quere Teilungen in annähernd gleichgroße Segmente, deren Zahl bei Lilium 12 beträgt (Nr. 7). Diese verkürzen sich, wie es in der Karyokinese beim Uebergang zum Mutterstern regelmäßig beobachtet wird, sehr erheblich (Nr. 8) und ordnen sich, während die Kernmembran zerfällt, der Nucleolus sich auflöst (Nr. 5—10) und die Spindel sichtbar wird, in ihrer Mitte zur Kernplatte an (Nr. 10). Das jetzt folgende Stadium hält STRASBURGER als das entscheidende und die Reduktion bewirkende. Denn wenn wir seiner Darstellung folgen und uns seiner Worte bedienen, so folgt jetzt „die Trennung der zu Paaren vereinigten Chromosomen“ (Nr. 11). „Bei diesem die Reduktionsteilung bewirkenden Vorgang werden somit nicht Längshälften von Chromosomen, sondern ganze Chromosomen voneinander getrennt. Das hat zur Folge, daß die Zahl der Chromosomen, die jedem Tochterkerne zufällt, nur die Hälfte jener Zahl darstellt, welche die Gewebszellen derselben Pflanze aufwiesen. Während ihrer Wanderung nach den Polen lassen die Chromosomen eine Längsspaltung erkennen. Diese Längsspaltung wurde tatsächlich schon in den Prophasen, also vor Anlage der Kernplatte vollzogen, führte aber nicht, wie bei einer gewöhnlichen Kernteilung, zur Sonderung der Längshälften. Die beiden Längshälften jedes Chromosoms bleiben vielmehr aneinander (Nr. 11) und gelangen in denselben Tochterkern (Nr. 12).“ Nach der Terminologie von KORSCHELT würden somit die Phanerogamen eine „Präreduktion“ besitzen. Bald darauf entstehen aus den beiden Tochterkernen abermals Spindeln, in deren Mitte sich die von der ersten Teilung herrührenden Chromosomen wieder zur Kernplatte anordnen und ohne eine neue Längsspaltung erfahren zu haben, in zwei Gruppen getrennt und auf die Enkelkerne verteilt werden. Diese führen bei Lilium anstatt 24 Chromosomen, wie die gewöhnlichen Gewebszellen, nur 12, also die auf die Hälfte reduzierte Zahl.

Der Verlauf der Reduktionsteilungen bei Phanerogamen zeigt die meiste Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, welche FLEMMING für die Spermiogenese vom Salamander als heterotypische und homöotypische Teilung beschrieben hat.

3. Die Befruchtung der Infusorien.

Ein außerordentlich wichtiges Objekt für die allgemeine Befruchtungslehre sind die Infusorien, bei denen die geschlechtlichen Vorgänge

Digitized by Google

zuerst durch die bahnbrechenden Untersuchungen von BALBIANI (XI 1861) und BÜTSCHLI (XI 1876) entdeckt und neuerdings durch die klassischen Arbeiten von RICHARD HERTWIG (XI 1889) und MAUPAS (XI 1889) nach allen Richtungen hin noch weiter klargelegt worden sind.

Bekanntlich zeichnen sich die Infusorien vor anderen niederen Organismen durch die sehr interessante Eigentümlichkeit aus, daß ihr Kernapparat sich in zwei physiologisch ungleichartige Kerne gesondert hat, in einen Hauptkern (Makronucleus, Fig. 313 *k*) und in einen oder mehrere Neben- oder Geschlechtskerne (*nk*, Mikronuclei). Bei guter Ernährung vermehren sich die Infusorien, die man zur Beobachtung in einem kleinen Wassertropfen züchten kann, durch die gewöhnliche Querteilung (Fig. 314), wobei Haupt- und Nebenkerne sich gleichzeitig in die Länge strecken und teilen. Die ungeschlechtliche Vermehrung ist unter günstigen Bedingungen eine so lebhafte, daß ein einziges Individuum sich in der Zeit von 6 Tagen etwa 13mal teilt und auf diese Weise ungefähr 7000 bis 8000 Nachkommen den Ursprung gibt.

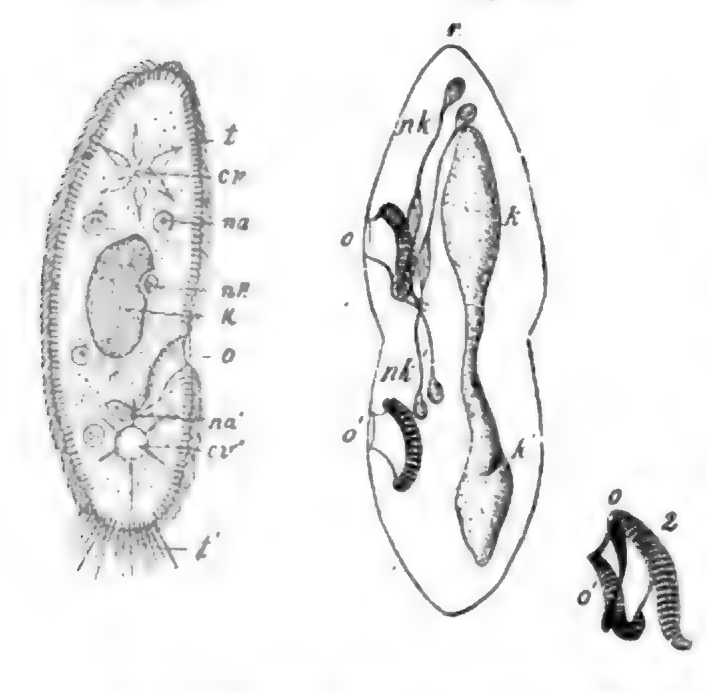


Fig. 313. **Paramaecium caudatum** (halbschematisch). R. HERTWIG, Zoologie. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom). *na'* Nahrungsvakuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvakuole, *cv* kontraktile Vakuole im kontrahierten, *cv'*, im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgeschleudert.

Fig. 314. **Paramaecium aurelia in Teilung, daneben in Fig. 2 die Art, wie auf einem früheren Stadium das Cytostom des hinteren Tieres durch Abschnürung vom vorderen entsteht.** R. HERTWIG, Zool. *k* Hauptkern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung des vorderen Teilstücks, *nk' k' o'* des hinteren Teilstücks.

Es scheint nun namentlich aus Kulturversuchen von MAUPAS und von RICHARD HERTWIG hervorzugehen, daß eine Infusorienart sich nicht über längere Zeit hinaus allein durch Ernährung und Vermehrung durch Teilung erhalten kann. Die Individuen erleiden Veränderungen am Kernapparat, können denselben sogar vollständig verlieren, teilen sich nicht mehr und gehen durch Altersveränderung oder, wie sich MAUPAS ausdrückt, durch senile Degeneration zugrunde. Zur Erhaltung der Art scheint es für gewöhnlich notwendig zu sein, daß nach bestimmten Zeitabschnitten sich zwei Individuen zu einem Geschlechtsakt verbinden. Ein solcher pflegt gewöhnlich bei Individuen, die einer Kultur angehören, ziemlich gleichzeitig stattzufinden, so daß man von zeitweise auftretenden Konjugationsepidemien redet.

Während einer Epidemie, die mehrere Tage währt, findet der Beobachter in einem Kulturgefäß statt vereinzelter Infusorien fast nur Paarlinge vor. Von Leucophrys patula gibt MAUPAS an, daß die Konjugation etwa nach der 300. Generation einzutreten pflegt, während

Digitized by Google

sie bei Onychodromus schon nach der 140. und bei Stylonichia nach der 120. Generation stattfindet. Das Eintreten einer Konjugationsepidemie wird in einer Kultur befördert durch Abnahme der Nahrung, dagegen durch reichliche Ernährung hinausgeschoben, eventuell ganz verhindert, wobei dann die Individuen infolge seniler Degeneration zugrunde gehen.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen den Befruchtungsprozeß selbst näher ins Auge fassen, so nehmen wir bei den Infusorienpaarlingen folgende eigenartige und interessante Veränderungen wahr, die sich über einen Zeitraum von mehreren Tagen ausdehnen. Zur Grundlage der Darstellung diene Paramaecium caudatum, welches insofern, als es nur einen Hauptkern und einen einzigen Nebenkern besitzt, einfachere Verhältnisse als die meisten anderen Arten darbietet (Fig. 315).

Wenn die Neigung zur Kopulation eintritt, legen sich zwei „Paramäcien, zuerst mit ihren Vorderenden, später mit ihrer ganzen ventralen Seite aneinander, so daß Mundöffnung gegen Mundöffnung steht" (Fig. 315 I *o*). In der Nachbarschaft des Mundes bildet sich, wenn die Kopulation schon eine Zeitlang gedauert hat, eine feste Verwachsung in einem kleinen Bezirk aus. Mittlerweile hat schon der Kernapparat, der Hauptkern sowohl als auch der Nebenkern, tiefgreifende Veränderungen erfahren.

Der Hauptkern vergrößert sich etwas, erhält zuerst eine unregelmäßige, mit Höckern und Einbuchtungen versehene Oberfläche (Fig. 315 II—IV *k*); die Höcker wachsen zu längeren Fortsätzen aus, die sich später abschnüren und allmählich noch weiter in kleine Stücke zerlegt werden (V, VI *k*). Der ganze Hauptkern zerfällt auf diese Weise in viele kleine Fragmente, die sich überall im Infusorienkörper verteilen (VII) und deren Schicksal, wenn wir den Vorgängen gleich weit vorauseilen, schließlich darin besteht, daß sie aufgelöst und wie Nahrungspartikel resorbiert werden. Mit einem Worte: der Hauptkern geht während und nach der Konjugation als ein Organteil, der seine Aufgabe ausgespielt hat, vollständig zugrunde.

Während der regressiven Metamorphose des Hauptkerns macht der kleine Nebenkern hochbedeutsame und stets in gleicher Weise wiederkehrende Veränderungen durch, die sich den Reife- und Befruchtungserscheinungen tierischer Eier vergleichen lassen. Er vergrößert sich durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Protoplasma, sein Inhalt nimmt eine faserige Beschaffenheit an und wandelt sich in eine kleine Spindel um (Fig. 315 I *nk*). Die Spindel teilt sich; ihre Hälften gehen bald wieder in zwei Spindeln über, die sich einschnüren und teilen, so daß schließlich neben dem in Umwandlung begriffenen Hauptkern vier aus dem Nebenkern ableitbare Spindeln vorhanden sind (Fig. 315 II *1—4*, *5—8*).

Von den 4 Spindeln gehen im Laufe der weiteren Ereignisse 3, die Nebenspindeln, regelmäßig zugrunde (III *2*, *3*, *4*, *6*, *7*, *8*). Sie wandeln sich in kleine Kügelchen um, die schließlich zwischen den Fragmenten des Hauptkerns, deren Schicksal sie teilen, nicht mehr herauszuerkennen sind. Sie erinnern an die Bildung der Polzellen bei der Reife der tierischen Eier und sind mit ihnen daher auch von manchen Forschern verglichen worden.

Die vierte oder Hauptspindel allein (II *1* und *5*) bleibt erhalten, sie vermittelt den Befruchtungsprozeß und dient dann zur Neuerzeugung des ganzen Kernapparates im Infusorienkörper. Welche von den 4 aus dem ursprünglichen Nebenkern abstammenden Spindeln zur Hauptspindel wird, hängt nach

Digitized by Google

Maupas einzig und allein von ihrer zufälligen Lage ab. In ihrem Bau gleichen sich alle 4 vollkommen. Nur diejenige wird zur Hauptspindel, welche sich, wenn die oben erwähnte Verwachsungsbrücke entstanden ist, in der größten Nähe von ihr befindet (II *1* und *5*). Sie stellt sich

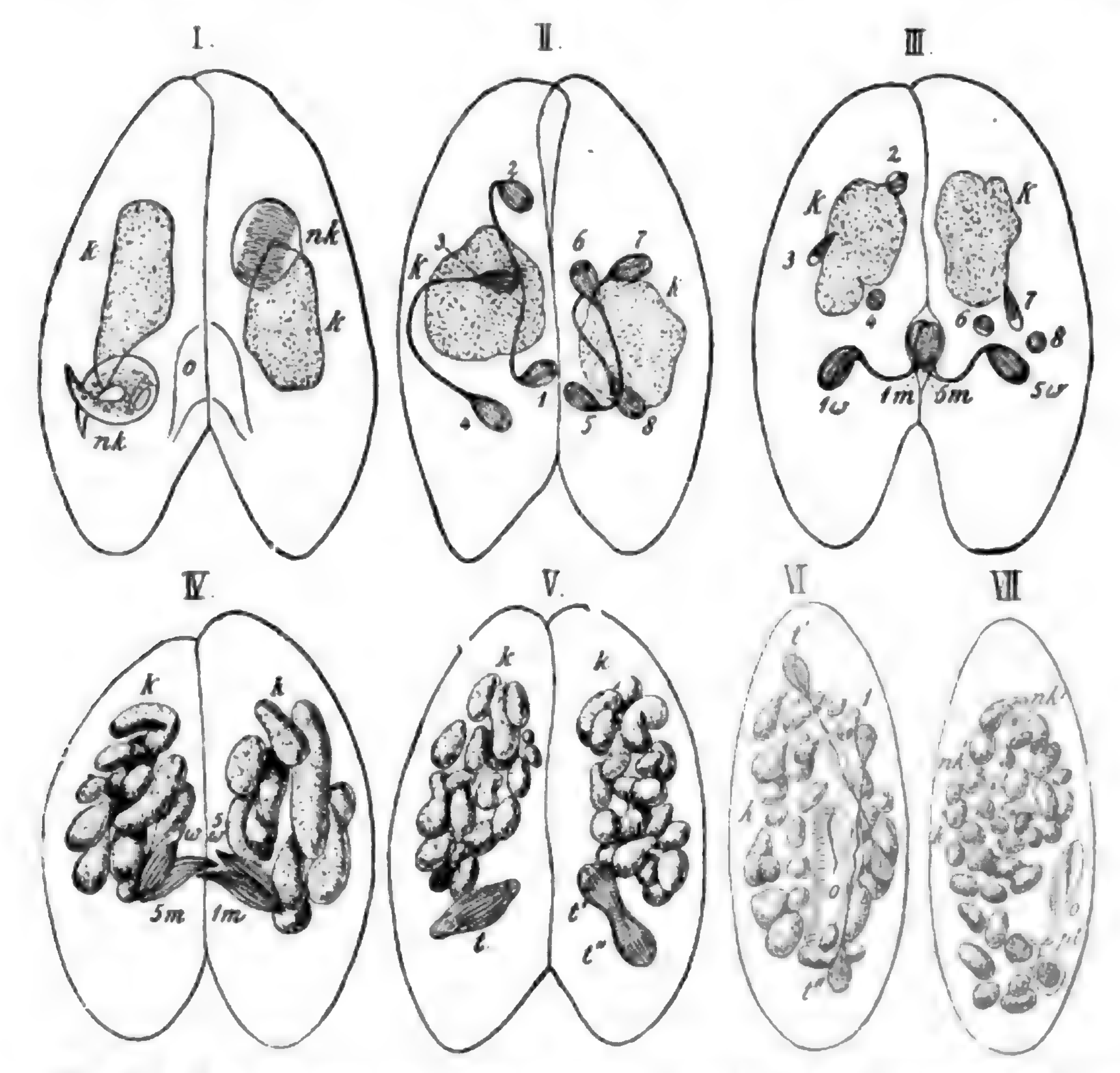


Fig. 315. **Konjugation von Paramaecium.** Nach Richard Hertwig. *nk* Nebenkern, *k* Hauptkern der konjugierenden Tiere.

I Der Nebenkern wandelt sich zur Spindel um, im linken Tier Sichelstadium, rechts Spindelstadium.

II Zweite Teilung des Nebenkerns in die Hauptspindel (links mit *1*, rechts mit *5* bezeichnet) und die Nebenspindeln (links *2*, *3*, *4*, rechts *6*, *7*, *8*).

III Die Nebenspindeln in Rückbildung (links *2*, *3*, *4*, rechts *6*, *7*, *8*), die Hauptspindeln teilen sich in männliche und weibliche Spindeln, links *1* in *1m* und *1w*, rechts *5* in *5m* und *5w*.

IV Austausch der männlichen Spindeln nahezu vollendet (Befruchtung); die Spindeln stecken noch mit einem Ende in ihrem Muttertier, mit dem anderen Ende haben sie sich mit der weiblichen Spindel des zweiten Paarlings vereint. *1m* mit *5w* und *5m* mit *1w*. Hauptkern in Teilstücke ausgewachsen.

V Die aus Vereinigung von männlichen und weiblichen Kernen entstandene primäre Teilspindel teilt sich in die sekundären Teilspindeln *t'* und *t''*.

VI und VII Nach Aufhebung der Konjugation. Die sekundären Teilspindeln teilen sich in die Anlagen der neuen Nebenkerne (*nk'*) und die Anlagen des neuen Hauptkerns *pt* (Plazenten). Der zerstückelte, alte Hauptkern fängt an zu zerfallen. (Da Paramaecium caudatum für die Anfangsstadien, P. aurelia für die Endstadien leichter verständliche Verhältnisse bietet, wurde für I—III P. caudatum, für IV—VII P. aurelia gewählt. Der Unterschied beider Arten beruht darauf, daß P. caudatum 1 Nebenkern, P. aurelia deren 2 hat, und daß bei letzterem der Kernzerfall schon auf Stadium I beginnt).

Digitized by Google

hier senkrecht zur Körperoberfläche ein, streckt sich in die Länge und teilt sich noch einmal in zwei Hälften (III *1w* und *1m*, *5w* und *5m*).

Von den beiden Teilhälften enthält eine jede wahrscheinlich nur etwa halb soviel Spindelfasern und halb soviel chromatische Elemente wie eine der früheren Spindeln. Nach diesen Beobachtungen von Richard Hertwig hat somit bei der Teilung der Hauptspindel eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte stattgefunden; es ist dadurch ein gleiches Verhältnis wie bei den Kernen der tierischen und pflanzlichen Geschlechtszellen geschaffen worden. Die so gekennzeichneten Kerne spielen dann auch dieselbe Rolle wie Ei- und Samenkern und werden daher als männlicher und weiblicher Kern oder als Wanderkern und stationärer Kern voneinander unterschieden.

Welcher von den beiden Kernen Wanderkern oder stationärer Kern ist, läßt sich an der Struktur und stofflichen Zusammensetzung wieder nicht erkennen; nur beim Infusor Didinium ist der Wanderkern nach Beobachtungen von Prantl durch Anwesenheit einer deutlichen Strahlung vom stationären Kern unterschieden. Auch hier wird die Verwendung der beiden Kerne beim Befruchtungsprozeß einzig und allein durch ihre Lage bedingt. So werden denn die der Verwachsungsstelle zunächst gelegenen Teilhälften (III *1m* und *5m*) zu den Wanderkernen; sie werden zwischen beiden kopulierten Tieren ausgetauscht, indem sie sich auf der zu diesem Zweck gebildeten Protoplasmabrücke aneinander vorbeischieben. Während des Austausches besitzen die männlichen Wanderkerne Spindelstruktur (IV *5m*, *1m*). Nach dem Austausch verschmilzt ein jeder mit dem ebenfalls spindeligen, stationären oder weiblichen Kern (IV *1w*, *5w*), so daß nun jedes Tier, abgesehen von den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, welche dem allmählichen Untergang verfallen sind, nur eine Spindel, die Teilspindel, besitzt (V *t*).

Die Uebereinstimmung mit den Befruchtungsvorgängen der Tiere und der Phanerogamen ist eine frappante. Wie bei diesen durch Vereinigung von Ei- und Samenkern der Keimkern gebildet wird, so hier durch Vereinigung von stationärem und von wanderndem Kern die Teilspindel. Dieselbe dient zum Ersatz des alten, in Auflösung begriffenen Kernapparats. Sie nimmt an Größe beträchtlich zu (Fig. 315 V *t*). Die chromatischen Elemente ordnen sich in ihrer Mitte zu einer Platte an, teilen sich und weichen nach entgegengesetzten Enden fast bis an die Pole der Spindel zur Bildung der Tochterplatten auseinander (V rechts *t' t''*). Die beiden Teilhälften bleiben noch längere Zeit durch einen Verbindungsfaden in Zusammenhang. Sie wandeln sich dann meist auf Umwegen in Haupt- und Nebenkern um; bei Paramaecium aurelia (Fig. 315 VI) z. B. wiederholen die aus der primären Teilspindel hervorgegangenen Tochterspindeln (*t'* und *t''*) noch einmal den Teilungsakt und liefern so 4 Kerne (VII), von denen 2 zu Nebenkernen (*nk'*, *nk''*) werden, während die 2 anderen zum Hauptkern verschmelzen (*pt*). So führt bei den Infusorien „die Befruchtung zu einer vollkommenen Neugestaltung des Kernapparats und damit auch zu einer Neuorganisation des Infusors“ (Richard Hertwig).

Kürzere oder längere Zeit nach dem Austausch der Wanderkerne trennen sich die Paarlinge voneinander (Fig. 315 VI und VII). Bei den getrennten Individuen nimmt die Resorption der unbrauchbaren Kernteile und ihr definitiver Ersatz durch Neugestaltung noch einen

Digitized by Google

längeren Zeitraum für sich in Anspruch. Die so „verjüngten Individuen" haben darauf wieder die Fähigkeit erlangt, sich durch Teilungen in kurzer Zeit außerordentlich zu vermehren, bis wieder die Notwendigkeit für eine neue „Konjugationsepidemie" eintritt. Die Befruchtungsperiode bedeutet im Leben der Infusorien zugleich einen länger dauernden Stillstand in ihrer Vermehrung, wie MAUPAS an einem Beispiel treffend gezeigt hat. Bei Onychodromus grandis dauert dieselbe vom Beginn der Konjugation bis zur ersten Teilung $6^1/_2$ Tag bei einer Temperatur von 17—18°. Während dieser Zeit hätte dasselbe Individuum, wenn nicht konjugiert, sich bei guter Ernährung 13mal teilen und folglich 7000 bis 8000 Nachkommen hervorbringen können.

Bei den meisten Infusorien, wie in den hier beschriebenen Fällen, verhalten sich die kopulierenden Individuen einander gleichwertig (isogam), jedes ist in bezug auf das andere sowohl männlich als weiblich, sowohl befruchtend als empfangend. Festsitzende Formen der Infusorien, wie die Vorticellen etc., zeigen indessen eine interessante Abweichung vom ursprünglichen Verhalten, indem sich bei ihnen eine Anisogamie allmählich aus der Isogamie entwickelt hat.

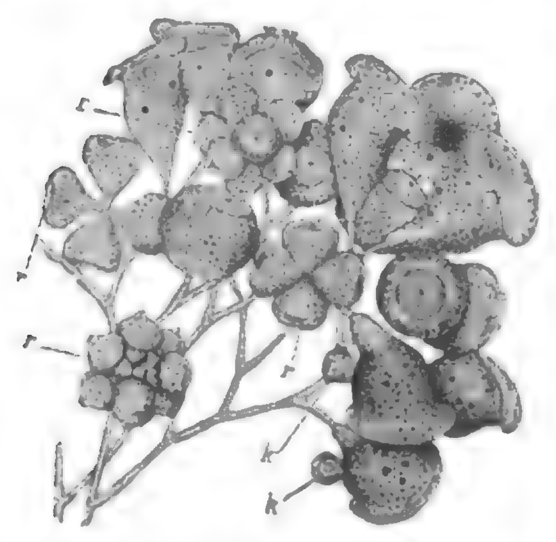


Fig. 316. **Epistylis umbellaria.** Nach GRAEFE, aus R. HERTWIG. Teil einer in „knospenförmiger Konjugation" begriffenen Kolonie. *r* Die durch Teilung entstandenen Mikrosporen. *k* Mikrogameten in Konjugation mit den Makrogameten.

Als Beispiel diene Epistylis umbellaria (Fig. 316). Beim Herannahen einer Konjugationsperiode teilen sich manche Individuen der Vorticellenkolonie mehrmals rasch hintereinander und liefern so eine Nachkommenschaft (*r*), die an Größe hinter dem Mutterorganismus weit zurückbleibt. Andere Individuen des Stöckchens bleiben ungeteilt und von normaler Größe. Man unterscheidet beide voneinander, die einen als Mikrogameten, die anderen als Makrogameten. Beide sind jetzt in einen geschlechtlichen Gegensatz zueinander getreten.

Die Mikrogameten lösen sich von ihren Stielen ab, schwimmen im Wasser umher und setzen sich nach einiger Zeit an eine Makrogamete an, um mit ihr zu kopulieren (Fig. 316 *k*). An dem Kernapparat der Paarlinge gehen hierauf ähnliche Veränderungen vor sich, wie sie für Paramaecium ausführlicher geschildert wurden. Auch hier werden die Wanderkerne ausgetauscht. Dann aber entwickelt sich nur die Makrogamete weiter, indem ihr eigener stationärer Kern und der in sie neu eingedrungene Wanderkern zur primären Teilspindel verschmelzen, während die entsprechenden Kerne in der Mikrogamete gleichsam wie gelähmt sind und, anstatt zu verschmelzen und sich weiter zu entwickeln, gleich den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, rückgebildet und aufgelöst werden. Infolgedessen verliert die Mikrogamete ihre selbständige Individualität und wird allmählich in die Makrogamete mit aufgenommen, zu deren Vergrößerung sie beiträgt. Bei der Vorticellenart Carchesium verschmelzen auch ein großes und ein kleines Individuum miteinander (Fig. 317 I). Bei genauerem mikroskopischem Studium der feineren Vorgänge konnte hierbei noch ermittelt werden,

Digitized by Google

daß es in diesem Fall die beiden Wanderkerne sind, die miteinander kopulieren (Fig. 317 II α und *a*), während die beiden stationären ebenso wie die Hauptkerne in Stücke zerfallen und zugrunde gehen (ENRIQUES, POPOFF).

So hat sich infolge der festsitzenden Lebensweise bei den Vorticellen ein eigentümlicher Geschlechtsdimorphismus ausgebildet; derselbe hat den Untergang des kleineren der kopulierenden Individuen zur Folge, nachdem es gewissermaßen als männliches Element die

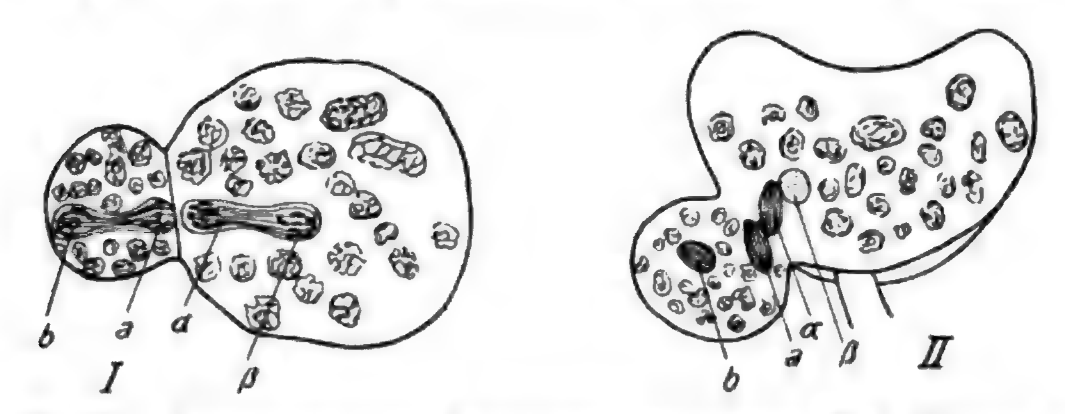


Fig. 317. **Konjugation von Carchesium polypinum.** Nach POPOFF, etwas schematisiert. I Zerfall des Hauptkerns und der Richtungsspindeln, Teilung der Hauptspindel in männliche (α und a) und weibliche Spindeln (β und b), II die männlichen Spindeln vereinigen sich, die weiblichen werden rückgebildet.

Makrogamete befruchtet hat. Doch trifft der Vergleich mit Ei- und Samenfaden nur teilweise zu, da ja auch bei den Vorticellen wie bei den Paramäcien die Befruchtung mit einem wechselseitigen Austausch von Kernmaterial beginnt und nur im weiteren Verlauf zu einseitiger Entwicklung führt.

4. Die verschiedene Form der Geschlechtszellen, die Aequivalenz der beim Zeugungsakt beteiligten Stoffe und die Begriffe „männliche und weibliche Geschlechtszelle“.

Nachdem an verschiedenen Beispielen nachgewiesen ist, daß im Verlauf des Befruchtungsprozesses und namentlich im Verhalten der Kerne eine prinzipielle Uebereinstimmung zwischen Tieren, Pflanzen und Protozoen besteht, soll jetzt auch ein Unterschied, welcher zwischen den beiden zum Befruchtungsakt sich vereinigenden Zellen bei den meisten Organismen wahrgenommen wird, schärfer in das Auge gefaßt und seine Bedeutung genauer festgestellt werden. — Der Unterschied betrifft die ungleiche Größe und Form der weiblichen und der männlichen Keimzelle. Weiblich nennt man diejenige Zelle, welche größer, unbeweglich und daher die empfangende ist; im Gegensatz zu ihr ist die männliche Zelle viel kleiner, oft verschwindend klein; entweder ist sie beweglich, so daß sie sich aktiv der Eizelle durch amöboide oder Geißelbewegung nähert und die Befruchtung ausübt, oder sie wird wegen ihrer Kleinheit passiv durch Wasser oder Luft zur Eizelle hingeführt, wie bei den Phanerogamen das Pollenkorn.

Was für eine Bedeutung hat dieser Unterschied? Es ist von prinzipieller Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage, daß wir genau feststellen, auf welche Stoffe und Zellteile sich die Verschiedenheit der beiderlei Geschlechtszellen erstreckt.

Digitized by Google

Jede Zelle besteht aus Protoplasma und Kernsubstanzen. Von ihnen ist das Protoplasma, wie der Augenschein sofort lehrt, zuweilen in außerordentlich ungleicher Menge in den beiderlei Geschlechtszellen vorhanden; die Samenfäden besitzen oft noch weniger als den 100000sten Teil vom Protoplasma des Eies. So beträgt nach einer Schätzung von THURET das Ei von Fucus an Masse so viel, wie 30 - 60000 Samenfäden derselben Art. Zwischen tierischen Geschlechtsprodukten aber sind die Unterschiede gewöhnlich noch unendlich viel größere, besonders in den Fällen, wo die Eizellen mit Reservestoffen, wie Fettkügelchen, Dotterplättchen etc., reichlich beladen sind. Bei typisch ausgebildeten Samenfäden kann die Anwesenheit von Protoplasma überhaupt in Zweifel gezogen werden; denn der an das Mittelstück sich ansetzende Schwanzanhang ist kontraktile Substanz, ist wie die Muskelfibrille ein Differenzierungsprodukt des Protoplasma der Samenzelle. Unreifen Samenfäden sitzt das Protoplasma noch in Form größerer und kleinerer Tropfen an, die bei der vollständigen Reife aufgebraucht, eventuell auch abgestreift werden.

Das Gegenstück zum Protoplasma bilden in ihrem Verhalten die Kernsubstanzen. Mögen Ei und Samenfaden oder Pollenkorn an Größe auch noch so sehr voneinander abweichen, so enthalten sie doch stets äquivalente Mengen von wirksamer Kernsubstanz. Wenn die Richtigkeit obiger Behauptung auch nicht direkt aus einer einfachen Vergleichung der beiden Geschlechtszellen hervorgeht, so läßt sie sich doch aus dem Verlauf des Befruchtungsprozesses und aus der Bildungsgeschichte der reifen Ei- und Samenzelle erweisen. Denn Ei- und Samenkern enthalten die gleiche Masse von Chromatin und sind beim Reifeprozeß aus einer gleich großen Zahl von Chromosomen gebildet worden. Der Samenkern von Ascaris megalocephala bivalens z. B. entsteht wie der Eikern aus 2 Chromosomen der Mutterzelle; jeder von ihnen trägt somit bei der Befruchtung zu gleichen Teilen zur Bildung des Keimkerns bei (Fig. 273, 5).

Man könnte unserer Beweisführung entgegenhalten, daß die Kernteile von Ei- und Samenzelle vor ihrer Vereinigung gewöhnlich ein ungleiches Aussehen und eine bald mehr, bald minder auffällige Verschiedenheit in ihrer Größe darbieten. Das erklärt sich aber in einfacher Weise daraus, daß Kernsaft bald in größerer, bald in geringerer Menge der wirksamen, festeren, chromatischen Substanz beigemischt sein kann. So besteht der sehr kleine Kopf des Samenfadens aus ziemlich kompaktem und daher stark färbbarem Chromatin; dagegen ist in dem viel größeren Eikern die äquivalente Menge von Chromatin mit viel Kernsaft durchtränkt und in dem Saftraum in feinen Körnchen und Fäden verteilt, so daß sich der Eikern als Ganzes nur sehr wenig färbt und wenig Konsistenz besitzt.

Der Unterschied in Größe und Konsistenz zwischen Ei- und Samenkern gleicht sich beim Ablauf der inneren Befruchtungserscheinungen gewöhnlich bald aus; denn der anfangs kleine Samenkern schwillt durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Dotter rasch zu derselben Größe wie der Eikern an, während er zu diesem hinwandert (Fig. 273, 5), wie die meisten Würmer, Mollusken, Wirbeltiere lehren. In selteneren Fällen freilich sind die beiden Kerne, wenn sie sich untereinander verbinden, verschieden groß, wie bei den Eiern der Seeigel (Fig. 269, 3 und 4); dann hat der Samenkern eben eine geringere Menge von Saft als ge-

Digitized by Google

wöhnlich in sich aufgenommen und besteht aus einer dichteren Substanz, so daß wir trotz der Größenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandteile annehmen dürfen.

An geeigneten Objekten läßt sich sogar beweisen, daß die ungleiche Größe von Ei- und Samenkern wesentlich mitbedingt wird durch den Zeitpunkt, in welchem die Eizelle befruchtet wird, ob vor, während oder nach der Bildung der Polzellen. Wenn z. B. zum Ei von Asteracanthion der Samen während der Entwicklung der Polzellen zugesetzt wird, so muß der Samenkern bis zum Eintritt der Verschmelzung längere Zeit im Dotter verweilen und schwillt mittlerweile durch Aufnahme von Kernsaft zu derselben Größe wie der Eikern an, welcher sich nach der Abschnürung der zweiten Polzelle bildet. Wenn dagegen die Befruchtung erst später erfolgt zu einer Zeit, wo die Eizelle schon mit Polzellen und Eikern versehen ist, so verweilt der Samenkern als selbständiger Körper nur wenige Minuten im Dotter und geht gleich nach seinem Eindringen schon die Verschmelzung mit dem Eikern ein. Er bleibt dann klein, wie beim Seeigel, da er sich in diesem Falle nicht in demselben Maße wie sonst mit Kernsaft hat durchtränken können.

Wir können somit den wichtigen Satz als bewiesen ansehen, daß die beiden Geschlechtszellen trotz ihres oft außerordentlich verschiedenen Aussehens und trotz ihres so ungleichen Gehaltes an Protoplasma doch genau äquivalente Mengen von Kernsubstanz (Chromatin in einer bestimmten Anzahl von Chromosomen) zum Befruchtungsprozeß liefern und insofern einander gleichwertig sind.

An diesen Satz schließe ich gleich die These an: die Kernsubstanzen, die in äquivalenten Mengen von zwei verschiedenen Individuen abstammen, sind die besonders wirksamen Stoffe, auf deren Vereinigung es beim Befruchtungsakt hauptsächlich ankommt; es sind die eigentlichen Befruchtungsstoffe. Alle anderen Substanzen (Protoplasma, Dotter, Kernsaft etc.) haben eine mehr untergeordnete Bedeutung.

Die These läßt sich durch zwei wichtige Verhältnisse unterstützen.

Einmal lassen sich zu ihren Gunsten die komplizierten Vorbereitungs- und Reifeprozesse verwerten, welche die Geschlechtszellen durchmachen müssen. Wie aus der auf p. 305—307 gegebenen Darstellung hervorgeht, soll durch sie wohl hauptsächlich nur das eine erreicht werden, daß durch die Befruchtung keine Summierung der Kernsubstanzen eintritt, und daß das bestimmte Maß von Kernsubstanz eingehalten wird, welches der betreffenden Tier- und Pflanzenart eigentümlich ist.

Zweitens sprechen die Befruchtungsvorgänge bei den Infusorien zugunsten unserer These. Bei den Infusorien sind es, wie Maupas und Richard Hertwig in übereinstimmender Weise hervorheben, gleichwertige Individuen, welche sich nur vorübergehend aneinander legen, um die Teilhälften gleichwertiger Kerne miteinander auszutauschen. Mit dem Austausch der Wanderkerne ist die Befruchtung beendet. Dann trennen sich die Paarlinge wieder. Das Endergebnis der verwickelten Vorgänge besteht hier offenbar nur darin, daß, wenn Wanderkern und stationärer Kern verschmolzen sind, der Kernapparat eines jeden befruchteten Individuums aus chromatischer Substanz von doppelter Herkunft zusammengesetzt ist.

Wenn die Kerne bei der Befruchtung die hauptsächlich wirksame Substanz bergen, dann liegt die Frage nahe, ob die Kernsubstanz des Samenfadens etwas anderes ist als die Kernsubstanz der Eizelle. Die

Digitized by Google

Frage ist in verschiedenem Sinne beantwortet worden; in früheren Jahrzehnten hat die Ansicht vorgeherrscht, daß durch den Samenfaden, wie Sachs sich ausdrückt, in die Eizelle doch eine Substanz hineingetragen werde, die in ihr noch nicht enthalten sei. Namentlich hatte früher eine Ansicht, welche man als die Lehre vom Hermaphroditismus der Kerne und als die Ersatztheorie (Sedgwick Minot, van Beneden) bezeichnet hat, eine Zeitlang Beifall gefunden.

Nach der Ersatztheorie besitzen die Körperzellen hermaphrodite Kerne, d. h. Kerne, welche sowohl männliche wie weibliche Eigenschaften in sich vereinigen. Ebenso sind auch Ei- und Samenzellen, solange sie noch unreif sind, hermaphrodit; sie gewinnen ihren Geschlechtscharakter erst dadurch, daß sich die Eier der männlichen und die Samenzellen der weiblichen Bestandteile ihres hermaphrodit angelegten Kernapparates entledigen. Vom Ei werden die männlichen Bestandteile seines Kerns in den Chromosomen der Polzellen entfernt. Bei der Samenzelle geschieht das Umgekehrte durch einen entsprechenden Prozeß. Ei- und Samenkern sind dadurch Halbkerne (Pronuclei) mit einem entgegengesetzten Sexualcharakter geworden (van Beneden).

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, besteht das Wesen der Befruchtung in einem Ersatz der aus dem Ei ausgestoßenen, männlichen Elemente durch gleich viel neue männliche Elemente, welche durch den Samenfaden wieder eingeführt werden.

Die Lehre vom Hermaphroditismus des Kerns und die mit ihr zusammenhängende Ersatztheorie läßt sich bei genauer Prüfung nicht aufrecht erhalten, wie ich zuerst durch einen Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden an Tatsachen nachgewiesen habe (Oscar Hertwig XI 1890 und 1917). Denn sie hat ihre empirische Grundlage, auf welcher sie aufgebaut war, durch den auf p. 304 geführten Nachweis verloren, daß die Polzellen morphologisch nichts anderes als rudimentär gewordene Eizellen sind. Daher können die in den Polzellen aus dem Ei entfernten Chromosomen auch nicht die ausgestoßenen männlichen Bestandteile des Keimbläschens sein, wie es durch die Ersatztheorie behauptet wurde.

Hiervon abgesehen, läßt sich mit den uns zu Gebote stehenden Untersuchungsmitteln auch nicht die geringste Verschiedenheit zwischen den Kernsubstanzen der männlichen und der weiblichen Zelle aufdecken. Beide sind nicht nur ihrer Masse nach, sondern auch, abgesehen von ihrer nicht näher analysierbaren molekularen idioplasmatischen Konstitution, stofflich einander gleich; sie sind nur insofern verschieden, als sie von zwei verschiedenen Individuen abstammen.

Wenn demnach ein geschlechtlicher Gegensatz im Sinne der Ersatztheorie zwischen Eikern und Samenkern in Abrede gestellt werden muß, was für eine Bedeutung haben dann noch die Begriffe: männliche und weibliche Geschlechtszelle, männlicher und weiblicher Kern?, und wie kommt es ferner, daß sich zwischen den im Befruchtungsakt zusammentretenden zwei Zellen so auffällige Unterschiede in ihrer Größe und Form ausgebildet haben?

Hier dürfte folgendes zur Orientierung dienen: Bei der Vereinigung zweier Zellen zur Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes sind zwei Momente zu berücksichtigen, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander stehen. Erstens müssen die zwei Zellen, die sich zu einer gemischten Anlage vereinigen, in der Lage sein, sich aufzu-

Digitized by Google

suchen und zu verbinden. Zweitens aber ist es auch, wenn aus dem Verschmelzungsprodukt sich ein vielzelliger, komplizierter gebauter Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum entwickeln soll, von Wichtigkeit, daß gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht.

Um der ersten Aufgabe zu genügen, müssen die Zellen beweglich und daher aktiv sein; für die zweite Aufgabe dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln; sie müssen daher an Größe zunehmen, was naturgemäß eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit und schließlich ihre völlige Aufhebung zur Folge hat.

So konkurrieren zwei Momente miteinander, von denen das eine die Zelle beweglich und aktiv, das andere dagegen unbeweglich und passiv zu machen sucht. Die Natur hat beide Aufgaben gelöst, indem sie Eigenschaften, die ihrem Wesen nach in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt verbundenen Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Zelle aktiv und befruchtend, d. h. männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich gemacht. Die weibliche Zelle oder das Ei hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher während ihrer Entwicklung im Eierstock Dottermaterial aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Der männlichen Zelle dagegen ist die zweite Aufgabe zugefallen, die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle herbeizuführen. Sie hat sich daher zum Zwecke der Fortbewegung in einen kontraktilen Samenfaden umgebildet und hat sich, je vollkommener sie ihrer Aufgabe angepaßt ist, um so mehr aller Substanzen entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat sie zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäßigste ist.

Von den so geschlechtlich differenzierten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen Kerne übertragen, auch wenn diese an Masse und Qualität ihrer Substanz einander äquivalent sind. Nur dürfen wir unter der Bezeichnung: männlicher und weiblicher Kern nichts anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder einer weiblichen Zelle abstammt. Auch bei den Infusorien kann der Wanderkern als männlich, der stationäre Kern als weiblich im Sinne der früher gegebenen Definition bezeichnet werden, insofern der eine den anderen aufsucht.

Der Gegensatz, der sich zwischen den Geschlechtszellen durch Arbeitsteilung und Anpassung an entgegengesetzte Aufgaben entwickelt hat, wiederholt sich im Tier- und Pflanzenreich häufig auch noch in anderen Organisationsverhältnissen; man findet dann die Individuen, in welchen sich die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen entwickeln, durch mancherlei Sexualcharaktere unterschieden. Auch in diesen, das Geschlecht betreffenden Einrichtungen wird ein und dasselbe Thema variiert: einmal Vorkehrungen zu treffen, durch welche das Zusammentreffen der Geschlechtszellen ermöglicht wird, und zweitens für Einrichtungen zu sorgen, durch welche das Ei ernährt und geborgen

wird. Das eine nennen wir männliche, das andere weibliche Organisation, männliche und weibliche Sexualcharaktere. Alle diese Verhältnisse sind sekundärer Art und haben mit dem eigentlichen Wesen des Befruchtungsvorganges, welcher eine Vereinigung zweier Zellen und somit ein reines Zellenphänomen ist, nichts zu tun. Hierin stimmen wir mit WEISMANN, RICHARD HERTWIG, STRASBURGER und MAUPAS überein, welche gleiche Ansichten ausgesprochen haben.

Die Befruchtung ist also eine Vereinigung zweier Zellen und insbesondere eine Verschmelzung zweier äquivalenter Kernsubstanzen, die von zwei Zellen abstammen, aber sie ist nicht ein Ausgleich sexueller Gegensätze, da diese nur auf Einrichtungen untergeordneter Art beruhen.

Die Richtigkeit obigen Satzes läßt sich noch besser, als es bisher geschehen ist, beweisen, wenn wir die Zeugungsprozesse im ganzen Organismenreich vergleichen und dabei festzustellen versuchen, wie sich allmählich Verschiedenheiten zwischen den zur Befruchtung verbundenen Zellen entwickelt haben. Die Reiche der Einzelligen und der Pflanzen liefern uns zahllose, lehrreiche Beispiele von den Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und von der Entstehung der Geschlechtsdifferenzen zwischen den kopulierenden Zellen im Tier- und Pflanzenreich.

5. Die Urformen der geschlechtlichen Zeugung und die Entstehung von Geschlechtsdifferenzen zwischen den kopulierenden Zellen.

Das Studium der niederen Organismen, der Noctilucen, Diatomeen, Gregarinen, Konjugaten und anderer niederer Algen lehrt, daß bei vielen von ihnen in regelmäßigen Zyklen Verschmelzungen von zwei Individuen eintreten, die wir als einen Befruchtungsprozeß deuten können.

Bei den Noctilucen beginnt die Konjugation damit, daß zwei gleich große, in nichts voneinander unterschiedene Individuen sich mit ihren Mundöffnungen zusammenlegen und von hier aus unter Auflösung der Zellmembran verschmelzen. Es bildet sich zwischen ihnen eine immer breiter werdende Verbindungsbrücke aus, nach welcher die Protoplasmamassen von allen Seiten zusammenströmen, bis aus beiden Individuen eine große Zellblase entstanden ist. Die beiden Kerne, ein jeder von einem Zentralkörperchen begleitet, wandern aufeinander zu und legen sich aneinander, verschmelzen aber nicht, wie uns die Untersuchungen von ISHIKAWA berichten (XI 1891). Nach einiger Zeit teilt sich das konjugierte Noctilucenpaar wieder durch Auftreten einer Scheidewand in zwei Zellen. Bei Beginn dieser Teilung strecken sich auch die beiden zu einem Paar verbundenen Kerne, werden in ihrer Mitte eingeschnürt und halbiert und weichen bei ihrer Trennung so auseinander, daß die Hälften von jedem Kern in je eines der beiden Teilstücke der Noctiluca zu liegen kommen. So gehen aus dem Kopulationsprozeß wieder zwei Individuen hervor, von denen ein jedes Kernsubstanz doppelten Ursprungs besitzt. Auf die Befruchtung folgt dann nach kürzerer oder längerer Zeit lebhafte Vermehrung durch Knospung und Schwärmerbildung.

Besonders wichtig für das Studium der Grundformen der Befruchtung ist die Ordnung der Konjugaten (FALKENBERG XI 1882), die wieder in die drei Familien der Desmidiaceen, Mesocarpeen und Zygnemaceen zerfällt.

Bei zwei Arten von Desmidiaceen, bei Closterium und Cosmarium, hat KLEBAHN (XI 1890) auch feinere Details des Befruchtungsvorgangs

Digitized by Google

aufgedeckt. Zwei Closteriumzellen, welche sich in ihrer Form gekrümmten Spindeln vergleichen lassen, legen sich der Länge nach aneinander, wobei sie durch eine Gallertabscheidung zusammengehalten werden, und bilden dann in ihrer Mitte eine Ausstülpung. Beide Ausstülpungen berühren sich in größerer Ausdehnung und verschmelzen unter Auflösung der sie trennenden Scheidewand zu einem gemeinsamen Kopulationskanal. In diesem sammelt sich allmählich das gesamte Protoplasma der beiden konjugierten Closteriumzellen an, indem es sich von der alten Zellmembran ablöst, und verschmilzt dabei zu einem einheitlichen, kugligen Körper, der sich zuletzt noch mit einer eigenen Membran umgibt. Die so durch Verschmelzung zweier gleichartiger Individuen entstandene Kopulationsspore oder Zygote macht ein Ruhestadium, das mehrere Monate dauert, durch (Fig. 318). Sie besitzt zwei Kerne, die

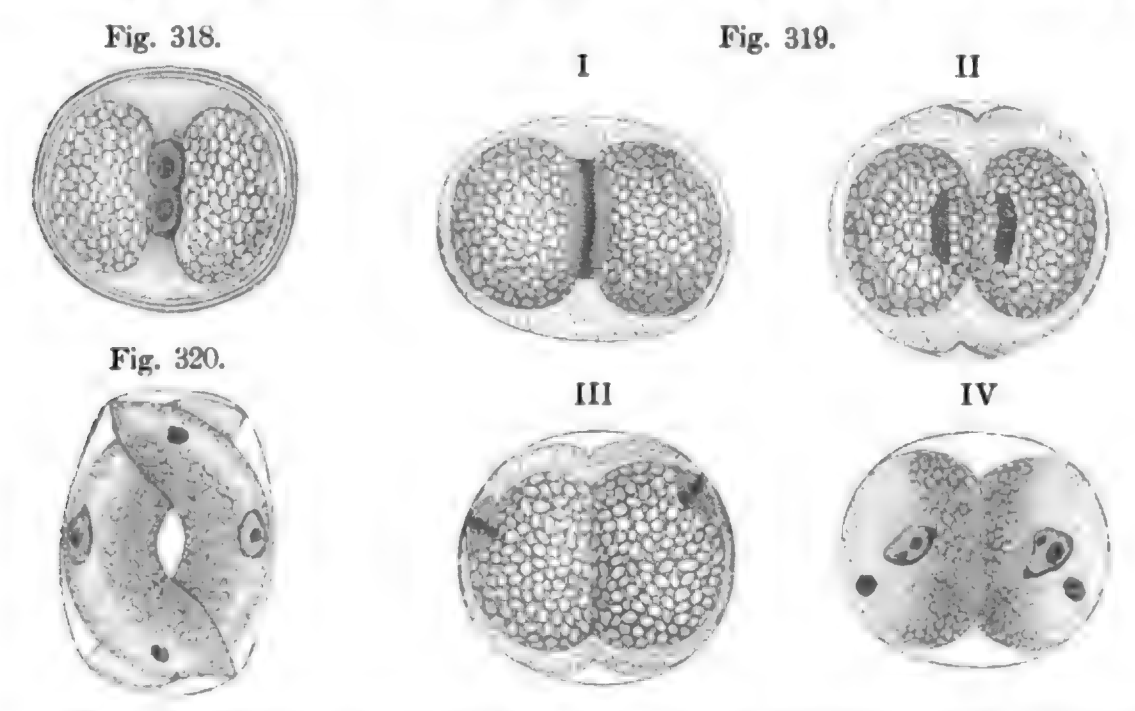


Fig. 318. **Zygote von Closterium kurz vor der Keimung.** Nach KLEBAHN, Taf. XIII, Fig. 3.

Fig. 319. **Verschiedene Keimstadien von Closterium.** Nach KLEBAHN, Taf. XIII, Fig. 6b, 8, 9, 11, 13.

Fig. 320. **Zwei aus einer Kopulationsspore entstandene Closterien vor dem Verlassen ihrer Hülle.**

von den gepaarten Zellen abstammen, aber sich während des ganzen Ruhestadiums getrennt erhalten. Erst mit dem Wiederbeginn einer neuen Vegetationsperiode im Frühjahr rücken die Kerne dicht zusammen und verschmelzen vollständig miteinander zu einem Keimkern.

Zu dieser Zeit schlüpft die Zygote, von einer feinen Haut umgeben, aus der alten Zellulosehülle aus; ihr Keimkern wandelt sich in eine große Spindel von etwas ungewöhnlichem Aussehen um (Fig. 319 I). Aus ihrer Teilung bilden sich darauf (Fig. 319 II) zwei Spindelhälften, die aber nicht in das Stadium des ruhenden Kerns eintreten, sondern sich sofort noch zu einer zweiten Teilung anschicken (Fig. 319 III). So entstehen aus dem Keimkern durch zwei, ohne Pause aufeinanderfolgende Teilungen vier Kerne (Fig. 319 IV). Währenddem hat sich auch der Protoplasmakörper der Zygote in zwei Halbkugeln (Fig. 319 IV) geteilt, von denen eine jede zwei aus Teilung einer Spindel hervorgegangene

Digitized by Google

Kerne einschließt. Die beiden Kerne gewinnen rasch ein verschiedenartiges Aussehen, indem der eine (der Großkern nach KLEBAHN) groß und bläschenförmig wird, der andere (der Kleinkern), klein bleibt, sich besonders intensiv färbt und später spurlos verschwindet. Wie mir scheint, wird der Kleinkern zugrunde gehen und sich auflösen, ähnlich wie die Bruchstücke des Hauptkerns und die Nebenspindeln bei Infusorien. Noch ehe die Auflösung beendet ist, nehmen die Teilhälften der Zygote allmählich die Form einer gewöhnlichen Closteriumzelle an (Fig. 320).

Was haben die doppelten ohne Pause aufeinanderfolgenden Teilungen des Keimkerns für eine Bedeutung? Mir scheint durch sie derselbe Zweck, wie durch die Reduktionsteilung bei der Reife der Ei- und Samenzelle, nur in einer etwas anderen Weise, erreicht zu werden. Wie hier vor der Befruchtung durch die doppelte Teilung des Kerns eine Reduktion der Kernsubstanz auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt und so eine Summierung der Kernsubstanz durch Verschmelzung zweier Kerne bei der späteren Befruchtung verhindert wird, so wird bei den Desmidiaceen erst nach der Befruchtung eine Reduktion der Kernsubstanz noch nachträglich vorgenommen und die durch die Kopulation zweier Vollkerne hervorgerufene Verdoppelung der Kernmasse wieder zum Normalmaß ebenfalls zurückgeführt. Der Keimkern wird anstatt in zwei Tochterkerne durch sich unmittelbar folgende Teilungen in vier Enkelkerne zerlegt, also anstatt halbiert, geviertelt; der Protoplasmakörper wird aber nur halbiert; und jede Teilhälfte erhält nur einen in Funktion tretenden Kern, während zwei der vier Kerne als entbehrlich geworden zugrunde gehen.

Durch eine genaue Zählung der Chromosomen in den verschiedenen Stadien müßte sich meine Annahme zur Gewißheit erheben lassen. Zu ihren Gunsten läßt sich vorläufig eine von KLEBAHN häufig gemachte Beobachtung anführen, daß bei Cosmarium die vier vom Keimkern abstammenden Enkelkerne auf die beiden Teilhälften der Zygote in ungleicher Zahl verteilt werden, indem die eine einen einzigen aktiven Kern, die andere drei Kerne erhält, von denen zwei rückgebildet werden Bei den zwei dem Untergang verfallenen Kernen ist es eben gleichgültig, ob sie beiden oder nur einer Zelle bei der Teilung zufallen; sie verhalten sich dabei wie Dottereinschlüsse.

Die von KLEBAHN entdeckten interessanten Vorgänge in der Zygote von Closterium, welche zum ersten Male von mir (V 1893, p. 225) dem Reduktionsprozeß der vielzelligen Pflanzen und Tiere verglichen und als gleichwertig erkannt wurden, sind seitdem im Stamm der Protisten häufiger beobachtet worden, bei konjugaten Algen, über welche gleich noch Näheres berichtet werden wird, bei Amoeba diploidea, bei Trichomastix lacertae und anderen Arten. Nähere Auskunft hierüber, wie überhaupt über die Befruchtungsvorgänge bei den Protisten geben die über Jahre ausgedehnten verdienstvollen Studien von HARTMANN (XI 1909, 1917).

Während bei den Desmidiaceen Kopulation isoliert lebender Zellen beobachtet wird, lehren uns die Zygnemaceen, wie sich die Kopulationsprozesse auch bei Zellkolonien abspielen können, bei denen viele Einzelzellen zu langen Fäden in einer Reihe untereinander verbunden sind. Wenn in dem dichten Fadenfilz, mit welchem die Alge die Gewässer überzieht, zwei Fäden eine längere Strecke nahe beieinander liegen, kommt es zwischen benachbarten Zellen zu Konjugationen. Ge-

Digitized by Google

wöhnlich treten alle Zellen gleichzeitig in die Vorbereitung zur Fortpflanzung ein; sie treiben seitliche Ausstülpungen einander entgegen. Diese verschmelzen an den Berührungsstellen, indem sich die Scheidewand auflöst, und stellen so quere Kanäle dar, welche in regelmäßigen Entfernungen die beiden in Konjugation begriffenen Fäden wie die Sprossen einer Leiter verbinden (Fig. 321). Die Protoplasmakörper ziehen sich darauf von der Zellulosewand zurück und verschmelzen nach einiger Zeit untereinander.

Bei verschiedenen Arten der Zygnemaceen zeigt sich hierbei ein an und für sich geringfügiger, aber gerade dadurch interessanter und

Fig. 321.

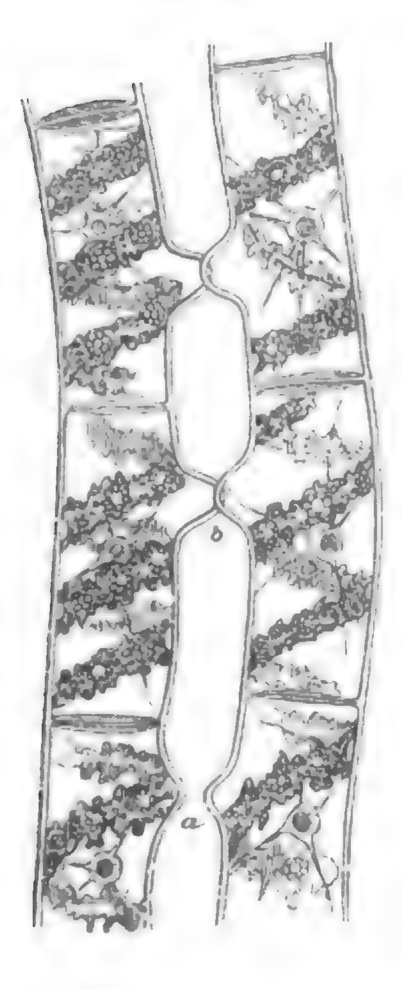


Fig. 322.

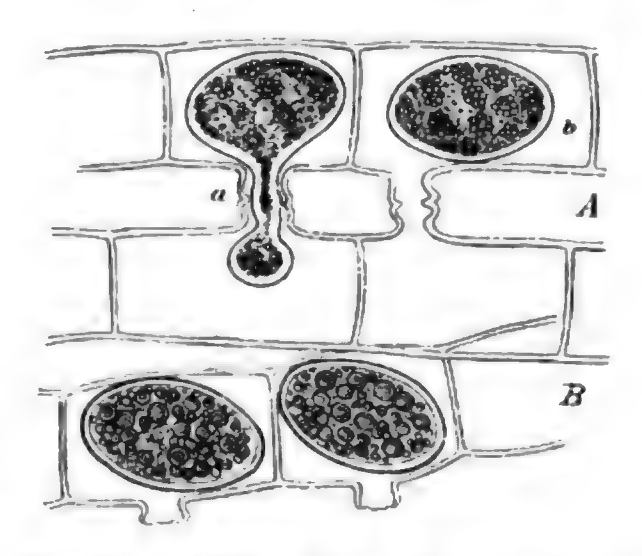


Fig. 321 und 322. **Spirogyra longata**. Nach SACHS.

Fig. 321. Einige Zellen zweier sich zur Kopulation vorbereitenden Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen; außerdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen verteilt. Der Zellkern jeder Zelle ist von Plasma umgeben, von welchem aus Fäden zur Zellwand gehen. Bei *b* Vorbereitungen zur Kopulation.

Fig. 322 A und B. A zwei in Kopulation begriffene Fäden: in *a* schlüpft der Plasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere; bei *b* haben sich die beiden Plasmakörper vereinigt; in B sind die jungen Zygoten schon mit einer Haut umkleidet.

bemerkenswerter Unterschied: denn er lehrt uns, in welcher Weise sich zuerst Geschlechtsdifferenzen ausbilden können. Bei Mongeotia z. B. treten die beiden Protoplasmakörper in ähnlicher Weise wie bei den Desmidiaceen in den Kopulationskanal ein und verschmelzen hier untereinander zu einer Zygote, die sich kugelig abrundet, Flüssigkeit auspreßt und mit einer Membran umgibt. In diesem Fall verhalten sich beide Zellen genau gleichartig; man kann weder die eine noch die andere als männlich oder weiblich bezeichnen.

Bei anderen Arten, wie bei Spirogyra (Fig. 321), bleibt die eine Zelle passiv in ihrer Zellhaut liegen und wird von der anderen Zelle, welche daher als die männliche bezeichnet werden kann, aufgesucht.

Digitized by Google

Diese nämlich wandert in den Kopulationskanal ein und durch ihn hindurch zu der weiblichen Zelle hin, als ob sie von ihr angezogen würde, und verschmilzt mit ihr zur Zygote (Fig. 322 A a). Durch Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen läßt sich an ihr noch weiter feststellen, daß bald nach der Vereinigung der Zellen auch ihre Kerne sich nähern und zum Keimkern verbinden. Da in einem Faden sich alle Zellen entweder nur männlich oder weiblich verhalten, so hat von zwei kopulierten Fäden gewöhnlich der eine den Inhalt aller seiner Zellkammern entleert, während der andere in jedem Fach eine Zygote einschließt (Fig. 322 B). Diese umgibt sich mit verschiedenen Hüllen, macht gewöhnlich bis zum nächsten Frühjahr ein längeres Ruhestadium durch, beginnt dann zu keimen und wächst wieder durch Querteilungen zu einem langen Spirogyrafaden aus.

Der oben hervorgehobene Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Spirogyrafäden ist übrigens keineswegs ein streng durchgeführter, sondern mehr ein relativer. Es kann nämlich der Fall eintreten, daß ein und derselbe Spirogyrafaden umbiegt und daß sein eines Ende in die Nähe vom anderen Ende zu liegen kommt. Unter solchen Bedingungen erfolgen Paarungen zwischen den an entgegengesetzten Enden desselben Fadens gelegenen Zellen, so daß Zellen, die unter anderen Verhältnissen als männliche fungiert haben würden, eine weibliche Rolle spielen.

Auch bei den konjugaten Algen finden bald nach der Kopulation der beiden Zellen in der Zygote Veränderungen statt, die den von Klebahn bei Desmidiaceen entdeckten entsprechen. Wie Hartmann über sie zusammenfassend berichtet, macht der diploide Befruchtungskern, nachdem er durch die Kopulation zweier Kerne mit haploider Chromosomenzahl entstanden ist, zwei rasch aufeinanderfolgende, mitotische Teilungen durch, von denen eine dadurch von allen sonstigen Mitosen abweicht, daß nicht die Chromosomen halbiert, sondern ganze ungeteilte Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Das Ergebnis sind 4 Tochterkerne, deren jeder wieder die haploide, reduzierte Chromosomenzahl aufweist. Von den 4 haploiden Kernen gehen nun in der Regel drei zugrunde, werden resorbiert, und das jetzt wieder mit einem haploiden Kern ausgestattete Individuum teilt sich genau in derselben Weise, wie vor der Befruchtung. Die Reduktion erfolgt also hier nicht wie bei den Tieren vor der Befruchtung an den Kernen der zur Kopulation sich anschickenden Ei- und Samenzellen, sondern erst nach der Befruchtung durch 2 aufeinander folgende Teilungen des Kopulationskerns. Bei den Einzelligen scheint diese Art der Reduktion eine weitverbreitete zu sein; ein genaueres Studium dürfte wohl noch eine reiche Ausbeute und interessante Beiträge zur Erkenntnis der Zeugung versprechen.

Bei den bisher betrachteten Familien der Noctilucen und Konjugaten, denen sich andere wie die Diatomeen, Gregarinen etc. anschließen, sind es große, in Membranen eingehüllte Protoplasmakörper, die sich paaren, nachdem sie Perioden vegetativer Vermehrung durch einfache Teilung durchgemacht haben. Eine zweite Reihe von Urformen der geschlechtlichen Zeugung liefern uns niedere, pflanzliche Organismen aus der Klasse der Algen. Zum Zwecke der Fortpflanzung erzeugen sie besondere Zellen, die Schwärmsporen, die sich durch ihre geringe Größe, durch das Fehlen einer Zellhaut und durch den Besitz von zwei Geißeln oder von zahlreichen Flimmern, mit denen sie sich selbsttätig im Wasser

Digitized by Google

fortbewegen, von den vegetativen Zellen unterscheiden. Sie sind von besonderem Interesse dadurch, daß sie uns zeigen, wie sich typische Eier und typische Samenfäden mit ihren hochgradigen Gegensätzen durch allmähliche Differenzierung und Arbeitsteilung nach entgegengesetzter Richtung entwickelt haben.

Die Schwärmsporen sind kleine, bewegliche, membranlose Zellen von meist birnenförmiger Gestalt (Fig. 323, 324, 325, 326). Ihr zugespitztes Ende, der Schnabel, ist das vordere und schreitet bei der Fortbewegung im Wasser voran; es besteht aus hyalinem Protoplasma, das häufig einen roten oder braunen Pigmentfleck (Augenfleck) einschließt; der übrige Körper ist je nach der Art hyalin oder durch Farbstoff grün, rot oder braun gefärbt und enthält eine oder zwei kontraktile Vakuolen (Fig. 323). Zur Fortbewegung dienen Geißeln, die vom hyalinen Vorderende entspringen, gewöhnlich ein Paar (Fig. 323), seltener eine einzige oder vier oder mehr (Fig. 103 A und B). Die Schwärmsporen entstehen zu gewissen Zeiten entweder durch wiederholte Zweiteilung oder auf dem Wege der Vielzellbildung (p. 257—259) aus dem Inhalt einer Mutterzelle. Bei Zweiteilung ist ihre Anzahl eine geringe und beläuft sich auf 2, 4, 8 oder 16, bei der Vielzellbildung dagegen kann die Zahl eine außerordentlich große werden, weil dann auch die Mutterzellen einen beträchtlichen Umfang besitzen; sie kann bis auf 7000 und 20000 steigen. Durch Platzen der Membran der Mutterzelle an irgendeiner Stelle wird die Brut nach außen entleert.

Fig. 323. **Schwärmspore von Mikrogromia socialis.** Nach R. Hertwig.

Es gibt zwei Arten von Schwärmsporen, die zu verschiedenen Zeiten gebildet werden, Schwärmsporen, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und neuen, kleinen Algenpflänzchen den Ursprung geben, und Schwärmsporen, die der Befruchtung bedürfen. Die Mutterzellen, aus denen die ersten entstehen, nennen die Botaniker Sporangien, die Mutterzellen der letzteren dagegen Gametangien.

Uns interessieren hier nur die Geschlechtssporen oder Gameten. Bei vielen niederen Algen können die sich paarenden Schwärmsporen (Fig. 324 C a, b, c, d) in keiner Weise, weder nach ihrer Größe, noch nach ihrer Bewegung oder nach ihrem sonstigen Verhalten voneinander unterschieden werden (Ulothrix, Bryopsis, Botrydium, Acetabularia etc.). Bei anderen Arten dagegen bilden sich Geschlechtsdifferenzen heraus, welche uns männliche und weibliche Gameten zu unterscheiden gestatten. Im ersten Fall redet man von einer isogamen, im zweiten Fall von einer oogamen Befruchtung.

Als Beispiel isogamer Befruchtung kann uns Botrydium (Fig. 324) und Ulothrix (Fig. 325) dienen. Wenn man in einen Wassertropfen die kleinen Schwärmer aus verschiedenen Zuchten zusammenbringt und mit starker Vergrößerung beobachtet, so kann man leicht wahrnehmen, wie alsbald einzelne mit ihren hyalinen Vorderenden sich einander nähern (b), sich berühren und nach kurzer Zeit zu verschmelzen beginnen. Zuerst legen sie sich mit ihren Seiten aneinander (c), dann schreitet die Verwachsung allmählich von vorn nach hinten fort. Die Paarlinge (d) tummeln sich noch weiter im Wasser herum. Ihre Bewegung ist eine unregelmäßig intermittierende und nimmt einen taumelnden Charakter an. Nach einiger Zeit ist die Verschmelzung so weit ge-

Digitized by Google

diehen, daß beide Gameten einen einzigen ovalen, entsprechend dickeren Körper bilden, an welchem nur noch die Anwesenheit von zwei Pigmentflecken und 4 Geißeln den Ursprung durch Paarung zweier Individuen verrät (e, f). Jetzt verlangsamt allmählich das Pärchen (die Zygote) ihre Bewegungen, kommt schließlich zur Ruhe, verliert die 4 Geißeln, indem sie eingezogen oder abgeworfen werden, rundet sich ab und umgibt sich mit einer besonderen Membran. Häufig tritt das Ruhestadium schon wenige Minuten nach Beginn der Paarung ein, in anderen Fällen aber kann die Zygote noch membranlos und mit 4 Cilien versehen 3 Stunden lang im Wasser herumschwärmen, bis sie die Geißeln einzieht und zu Boden sinkt.

Noch besser als bei den Konjugaten läßt sich das allmähliche Auftreten der geschlechtlichen Differenzierung bei den zahlreichen Arten niederer Algen mit Gametenbefruchtung verfolgen. Wie bei Spirogyra

Fig. 324.

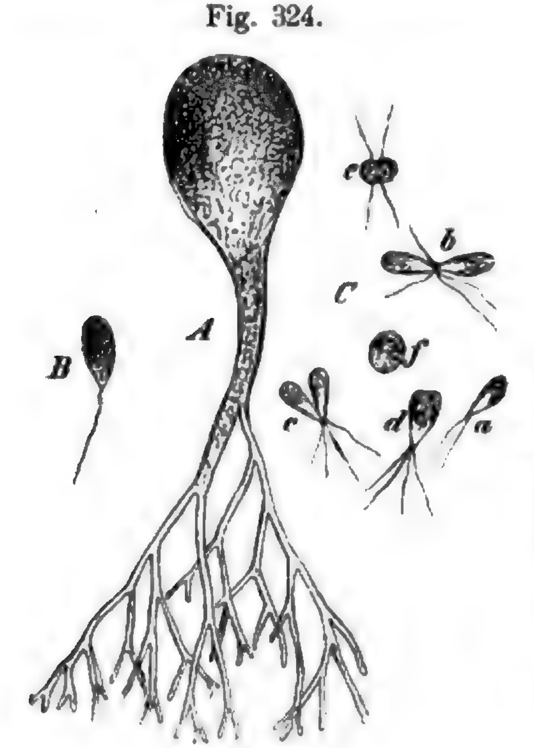


Fig. 325.

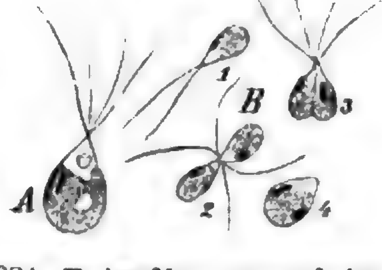


Fig. 324. **Botrydium granulatum.** Nach STRASBURGER. A ein freigelegtes Pflänzchen mittlerer Größe. Vergr. 28. B Eine Schwärmspore mit Jodlösung fixiert. Vergr. 540. C Isogameten, und zwar bei *a* ein einzelner Isogamet, bei *b* zwei Isogameten in der ersten Berührung, bei *c*, *d* und *e* in seitlicher Verschmelzung, bei *f* die Zygospore nach vollzogener Verschmelzung der Gameten. Vergr. 540.

Fig. 325. A eine ungeschlechtliche Schwärmspore von Ulothrix zonata. B *1* ein Gamet, *2* und *3* kopulierende Gameten, *4* eine durch Kopulation erzeugte Zygote. Vergr. 500.

(Fig. 322) von den beiden sonst völlig gleichartigen Paarlingen der eine als weiblich bezeichnet werden kann, weil er in Ruhe verharrt und zum Zwecke der Konjugation von dem anderen aufgesucht werden muß, so bildet sich ein analoges Verhältnis bei den Phäosporeen und Cutleriaceen heraus.

Bei einzelnen Phäosporeenarten sind männliche und weibliche Schwärmzellen bei ihrer Entleerung aus den Mutterzellen voneinander nicht unterscheidbar, sie sind von gleicher Größe und mit einem Pigmentfleck und zwei Geißeln versehen. In der Zeit des Herumschwärmens tritt eine Paarung nicht ein. Bald aber macht sich ein Unterschied zwischen den Gameten geltend. Einige von ihnen kommen frühzeitig zur Ruhe, sie heften sich mit der Spitze einer Geißel an irgendeinen festen Gegenstand an und bringen demselben ihren Plasmakörper durch Verkürzung und Einziehung der Geißel näher, wobei auch die zweite Cilie eingezogen wird. Solche zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen können jetzt als weibliche bezeichnet werden; sie sind nur für wenige

Digitized by Google

Minuten befruchtungsfähig; sie üben, wie BERTHOLD sich ausdrückt, auf die längere Zeit im Wasser herumschwimmenden Gameten „eine starke Anziehungskraft aus“, so daß um ein Ei oft Hunderte von Schwärmern in wenigen Augenblicken vereint sind, von denen einer mit ihm verschmilzt (BERTHOLD XI 1881).

Schon deutlicher ausgeprägt ist die Geschlechtsdifferenz bei den Cutleriaceen. Hier nämlich gewinnen die geschlechtlichen Schwärmzellen während ihrer Entstehung in der Mutterpflanze eine ungleiche Größe, indem die weiblichen einzeln, die männlichen gewöhnlich in Achtzahl in einer Mutterzelle gebildet werden. Der Größenunterschied fällt daher schon deutlich auf. Beide Gametenarten schwärmen eine Zeitlang im Wasser herum; eine Befruchtung kann aber erst erfolgen, wenn der weibliche Schwärmer zur Ruhe kommt, die Geißeln einzieht und sich abrundet. Das befruchtungsfähig gewordene Ei zeigt einen hyalinen Fleck, welcher durch das Einziehen des vorderen, schnabelartigen Endes entstanden ist, den sogenannten Empfängnisfleck. Das ist die einzige Stelle, an welcher einer von den kleinen männlichen Schwärmern, welche bald die zur Ruhe gekommene weibliche Zelle umlagern, die Paarung ausführen kann. Nach vollendeter Befruchtung umgibt sich die Zygote mit einer Zellulosehülle.

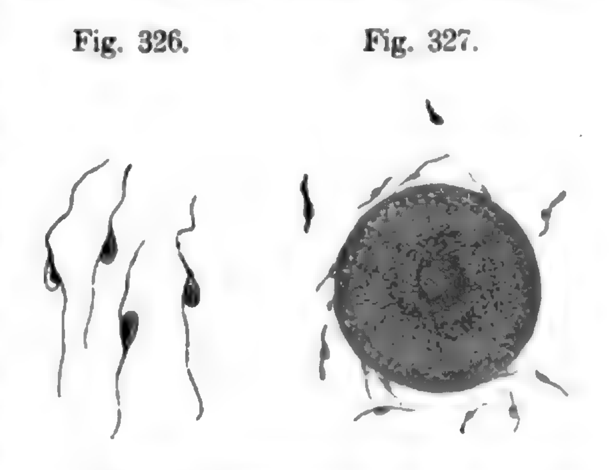


Fig. 326. **Spermatozoiden von Fucus platycarpus.** 540mal vergrößert. STRASBURGER.

Fig. 327. **Ei von Fucus mit anhaftenden Spermatozoiden.** 240mal vergrößert. STRASBURGER.

Die bei den Cutleriaceen schon schärfer ausgeprägte Geschlechtsdifferenz findet sich noch mehr gesteigert bei den Fucaceen, Characeen und anderen Algen. Hier treten die weiblichen Zellen, die eine sehr beträchtliche Größe erreichen, auch nicht vorübergehend mehr in das Stadium einer Schwärmzelle ein. Entweder werden sie als kuglige, unbewegliche Eizellen bei der Reife nach außen ausgestoßen (Fucaceen, Fig. 327) oder sie werden an ihrem Ursprungsort, im Oogonium, befruchtet. Im Gegensatz zu den Eizellen sind die männlichen Schwärmzellen (Fig. 326) noch kleiner und beweglicher als die bisher betrachteten Schwärmsporen geworden und haben den charakteristischen Habitus von Samenfäden angenommen; sie bestehen fast nur aus Kernsubstanz und den beiden Geißeln, die als Fortbewegungsorgane dienen.

Die Ansicht, daß Eier und Samenfäden der höheren Algen sich genetisch von Schwärmzellen ableiten lassen, die sich nach entgegengesetzten Richtungen geschlechtlich differenziert und allmählich einen spezifisch weiblichen und einen männlichen Habitus angenommen haben, läßt sich noch schlagender als durch die eben angestellte Vergleichung der einzelnen Algenfamilien an der kleinen Familie der Volvocineen beweisen.

Für die uns beschäftigende Frage sind die Volvocineen dadurch besonders interessant und wichtig, daß hier einzelne Arten, die sich sonst in ihrem ganzen Aussehen außerordentlich ähnlich sind, Pandorina morum, Eudorina elegans, Volvox globator, teils keine, teils eine deutlich aus-

Digitized by Google

geprägte Geschlechtsdifferenz der beiden Geschlechtszellen, teils ein vermittelndes Zwischenstadium erkennen lassen. Das ganze Verhältnis ist so beweisend, daß es sich wohl verlohnt, hierauf noch etwas näher einzugehen.

Pandorina morum ist in der Literatur dadurch besonders bekannt geworden, daß PRINGSHEIM (XI 1869) an dieser Art die Paarung zweier Schwärmsporen zuerst im Jahre 1869 entdeckt hat; sie bildet kleine Kolonien von etwa 16 Zellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingeschlossen sind (Fig. 268 II). Jede Zelle trägt an ihrem vorderen Ende zwei Geißeln, die über die Oberfläche der Gallerte hervorsehen und zur Fortbewegung dienen. Zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung zerfällt jede der 16 Zellen gewöhnlich in 8 Zellen, die nach einiger Zeit frei werden und für sich allein herausschwärmen (Fig. 268 III, IV). Die ovalen Schwärmzellen sind durch Chlorophyll grün gefärbt mit Ausnahme des vorderen, etwas zugespitzten Endes, welches hyalin ist und einen roten Pigmentfleck und zwei Geißeln besitzt; sie sind nicht genau von gleicher Größe. Hierin ist indessen ein Geschlechtsunterschied bei Pandorina nicht ausgeprägt. Denn wenn von zwei verschiedenen Kolonien Schwärmzellen zusammenkommen, so bemerkt man in dem Gewimmel, daß sich bald zwei kleine, bald zwei gleich große, bald eine kleine und eine große paarweise (Fig. 268 IV, V) genähert haben. Beim Zusammentreffen berühren sich die Paarlinge zuerst mit ihren Spitzen (IV), verschmelzen dann zu einem biskuitförmigen Körper, der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (VI, VII). Diese umgibt sich einige Minuten nach der Befruchtung mit einer Zellulosehaut und tritt als Zygote in ein Ruhestadium ein, in welchem ihre ursprünglich grüne Farbe in ein Ziegelrot übergeht.

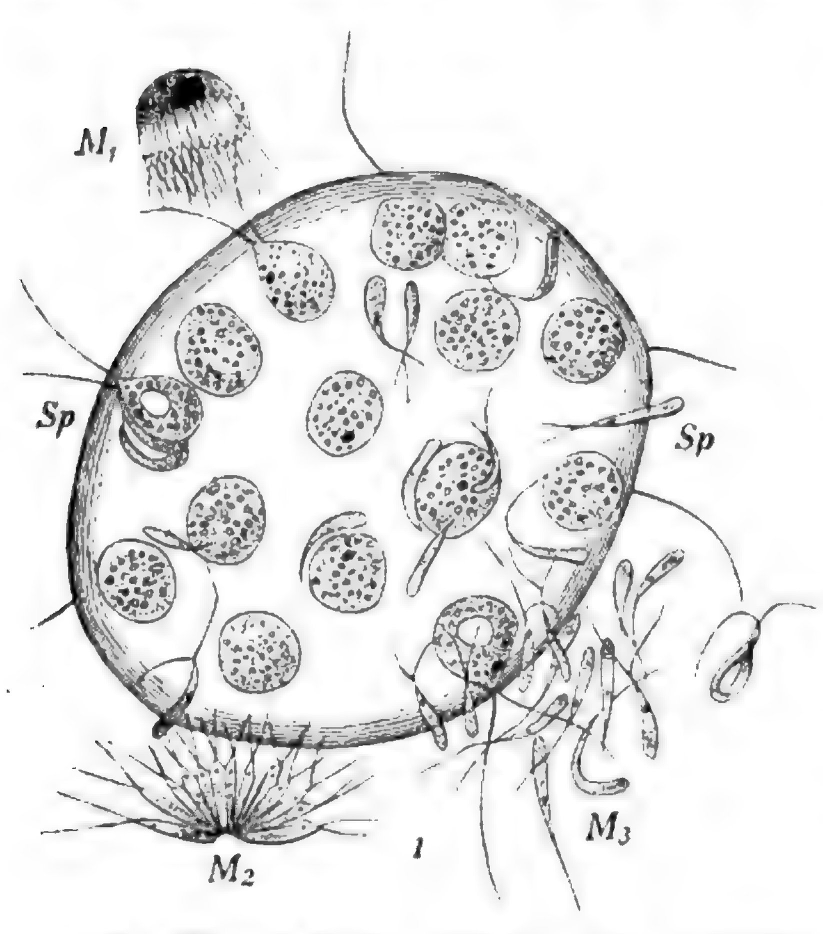


Fig. 328. **Eudorina elegans, eine weibliche Kolonie (Coenobium) von Zoospermien** (*Sp*) **umschwärmt.** Nach GOEBEL. M_1—M_3 Bündel von Samenzellen. Aus SACHS, Fig. 412.

Eine geschlechtliche Verschiedenheit macht sich bei Eudorina elegans bemerkbar, bei einer Art, welche der Pandorina sonst außerordentlich ähnlich und wie diese eine Gallertblase ist, die 16—32 Zellen enthält (Fig. 328). Zur Zeit der Fortpflanzung differenzieren sich die Kolonien in männliche und weibliche. In den weib-

Digitized by Google

lichen Kolonien wandeln sich die einzelnen Zellen, ohne sich weiter zu teilen, in kuglige Eier um; in den männlichen Kolonien dagegen zerfällt jede Zelle durch mehrfach wiederholte Teilung in ein Bündel von 16—32 Samenfäden (Fig. 328 M_1). Diese sind „langgestreckte Körperchen, vorn mit zwei Cilien, deren anfangs grüne Farbe sich in gelb verwandelt". Die einzelnen Bündel lösen sich von der Mutterkolonie los und schwärmen im Wasser herum. „Treffen sie auf eine weibliche Kolonie, so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien; die männliche Kolonie wird dadurch fixiert und fällt dabei auseinander, worauf sich die vereinzelten Samenfäden, die sich jetzt noch bedeutend strecken, in die Gallertblase der weiblichen Kolonie einbohren. Sie dringen hier bis zu den Eizellen vor und legen sich (oft in Mehrzahl), nachdem sie an denselben tastend herumgekrochen sind, an sie an. Man darf annehmen, was in vielen anderen Fällen ja beobachtet ist, daß eine dieser Samenzellen in je eine Eizelle eindringt" (SACHS).

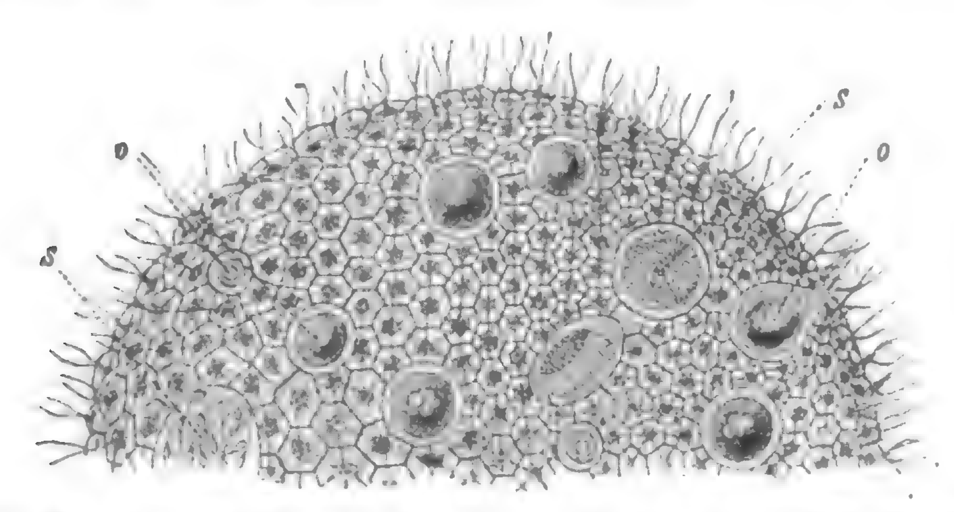


Fig. 329. **Volvox globator, geschlechtliche, hermaphroditische Kolonie.** Nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI kombiniert und etwas schematisiert. Nach LANG. *S* männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier).

Bei Volvox globator (Fig. 329) endlich ist die Differenzierung am weitesten durchgeführt, indem von den sehr zahlreichen Zellen, welche eine kuglige Kolonie zusammensetzen, ein Teil vegetativ bleibt, der andere Teil sich in Geschlechtszellen umwandelt. Bei Volvox erreichen die Eier (*O*) noch eine viel bedeutendere Größe als bei Eudorina und werden von den sehr kleinen, mit zwei Geißeln herumschwärmenden Samenelementen (*S*) befruchtet.

Angesichts der im fünften Abschnitt zusammengestellten zahlreichen Tatsachen kann wohl der Satz als feststehend bezeichnet werden, daß Ei- und Samenzellen aus ursprünglich gleichartig beschaffenen, nicht unterscheidbaren Fortpflanzungszellen durch Differenzierung nach entgegengesetzten Richtungen entstanden sind.

ZWÖLFTES KAPITEL.

Die Physiologie des Befruchtungsprozesses.

Nach der Besprechung der morphologischen Erscheinungen, die sich im Organismenreich beim Befruchtungsprozeß beobachten lassen, bleibt noch ein weites und schwieriges Forschungsgebiet übrig, die Untersuchung der Eigenschaften, welche Zellen haben müssen, um sich im Zeugungsakt vereinigen und den Ausgang für einen neuen Entwicklungszyklus bilden zu können. Zunächst ist klar, daß nicht jede Zelle eines vielzelligen Organismus in die Lage kommt, zu befruchten oder befruchtet zu werden, und daß auch die Geschlechtszellen nur in einem oft kurz bemessenen Zeitraum für die Zeugung tauglich sind. Es müssen also in den Zellen zum Zweck der Zeugung bestimmte Dispositionen bestehen, welche wir einstweilen unter dem allgemeinen Ausdruck „Befruchtungsbedürftigkeit" zusammenfassen wollen. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen allein garantiert aber noch lange nicht den Erfolg der Befruchtung. Dies lehrt schon die einfache Tatsache, daß reife Eier und reifer Samen, von verschiedenen Organismen zusammengebracht, sich nicht entwickeln. Zur Befruchtungsbedürftigkeit muß daher noch ein zweiter Faktor hinzutreten; die Zellen, welche sich geschlechtlich vereinigen sollen, müssen in ihrer Organisation zueinander passen und infolgedessen auch die Neigung haben, sich miteinander zu verbinden. Wir wollen den Inbegriff dieser Eigenschaften als sexuelle Affinität bezeichnen.

Das zwölfte Kapitel läßt sich mithin in zwei Abschnitte zerlegen: 1. in die Untersuchung der Befruchtungsbedürftigkeit, und 2. in die Untersuchung der sexuellen Affinität der Zellen. Hieran wird dann noch ein dritter Abschnitt angeschlossen werden. Er wird über einige Hypothesen handeln, welche von verschiedenen Seiten über das Wesen und den Zweck der Befruchtung aufgestellt worden sind.

1. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen.

Unter Befruchtungsbedürftigkeit verstehen wir einen Zustand der Zelle, in welchem sie für sich allein die Fähigkeit verloren hat, den Lebensprozeß fortzusetzen, diese Fähigkeit aber in sehr gesteigertem Maße wiedererlangt, wenn sie sich mit einer zweiten Zelle im Befruchtungsakt verbunden hat. Ein tieferer Einblick in das Wesen dieses Zustandes fehlt uns zurzeit noch durchaus. Auch ist das dunkle Gebiet von seiten der Biologie noch wenig einer planmäßigen Bearbeitung unterworfen worden. Wir können daher hier nur auf einige Erfahrungen aufmerksam machen, welche planmäßig durchgeführte Untersuchungen in Zukunft zu vermehren und zu vertiefen haben werden. Am meisten

wird hierbei eine Vertiefung unseres Wissens von dem Studium der niedersten Organismen zu erwarten sein, weil bei ihnen die einzelnen Zellen eine absolute oder wenigstens noch eine sehr große Selbständigkeit besitzen und nicht, wie bei den höheren Organismen, von den übrigen Zellen des Körpers abhängig geworden sind. Bei ihnen sind daher die Grundphänomene des Lebens in größerer Klarheit zu erkennen.

Die zurzeit vorliegenden Erfahrungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen: 1. Die Befruchtungsbedürftigkeit tritt im Leben der Zelle periodisch ein; 2. sie ist überall nur von kurzer Zeitdauer; 3. sie ist bis zu einem gewissen Grade von äußeren Einflüssen abhängig, und damit hängt es dann wohl 4. zusammen, daß sie in manchen Fällen aufgehoben und in Parthenogenese und Apogamie umgewandelt werden kann.

Daß die Befruchtungsbedürftigkeit eine im Lebensprozeß der Zelle periodisch eintretende Erscheinung ist, läßt sich am besten auf experimentellem Wege durch das Studium der Infusorien beweisen. Maupas (XI 1889) hat hierüber sehr zahlreiche, verdienstvolle Untersuchungen angestellt. Er unterscheidet im Leben eines jeden Infusors eine Periode der Geschlechtslosigkeit und eine Periode der Geschlechtsreife oder Befruchtungsbedürftigkeit. Die erste beginnt, wenn sich zwei Tiere gegenseitig befruchtet haben und sich trennen; sie führt zu einer Vermehrung der Individuen durch rasch sich wiederholende Teilungen. In dieser Periode kann man Individuen aus verschiedenen Kulturen zusammenbringen und sie Bedingungen aussetzen, welche für die Konjugation am günstigsten sind, ohne daß es jemals zu Paarungen kommt. Erst längere Zeit nach Ablauf einer Paarung werden die Infusorien wieder befruchtungsbedürftig. Werden dann aus zwei Kulturen Individuen unter geeigneten Bedingungen zusammengebracht, so erfolgen reichliche Paarungen in wenigen Tagen. So hat Maupas festgestellt, daß bei Leucophrys patula Individuen, welche der 300sten bis 450sten Generation nach einem Befruchtungsakt angehören, allein fruchtbare Kopulationen ausführen können. Für Onychodromus fällt diese Periode der Befruchtungsbedürftigkeit etwa zwischen die 140ste bis 230ste Generation und bei Stylonichia pustulata zwischen die 130ste bis 180ste.

Der zweite Satz lautet: Der Zustand der Befruchtungsbedürftigkeit ist überall nur von kurzer Zeitdauer. Wenn Zellen, die für die Befruchtung reif sind, nicht rechtzeitig befruchtet werden, so gehen sie bald zugrunde. Infusorien, Algenschwärmer, tierische Eizellen liefern uns Beispiele zur Bestätigung des Satzes.

Wenn die einzelnen Individuen der oben als Beispiel benutzten Infusorienarten „Onychodromus“ während der 140sten bis 230sten Generation oder Individuen von Stylonicha pustulata während der 130sten bis 180sten Generation nicht Gelegenheit erhalten, sich zu paaren, so werden sie geschlechtlich überreif. Sie fahren zwar noch fort, sich durch Teilung zu vervielfältigen, können sich sogar noch paaren, aber ohne Erfolg. Denn trotz der Paarung verfallen sie einer allmählichen Zerstörung ihrer Organisation durch „senile Degeneration“, wie sich Maupas ausdrückt. Ihr Eintritt läßt sich an charakteristischen Veränderungen des Kernapparates erkennen.

Schwärmsporen oder Gameten von Algen sterben oft schon nach einigen Stunden ab, wenn sie im Wasser herumgeschwärmt sind, ohne zur Paarung mit geeigneten Individuen gelangt zu sein. Die Empfängnisfähigkeit der großen weiblichen Gameten von der Algenart Cutleria,

Digitized by Google

wenn sie, zur Ruhe gekommen, ein Ei darstellen, ist eine verhältnismäßig kurze. Mehrfache, von FALKENBERG (XI 1879) angestellte Versuche zeigten, „daß am dritten Tage nach eingetretener Ruhe noch nahezu alle Eier, am vierten Tage noch etwa die Hälfte derselben befruchtungsfähig waren. Nach dem vierten Tage hatten dagegen alle Eier ihre Empfängnisfähigkeit eingebüßt, und wenn man ihnen auch jetzt noch Spermatozoiden zusetzte, so begannen sie doch nunmehr unter denselben Erscheinungen, wie die vom Zutritt der befruchtenden Zellen gänzlich abgeschnitten gebliebenen Eier, abzusterben."

Reife, tierische Eizellen endlich haben, auch wenn sie sich in ihrer normalen Umgebung im Eierstock oder in den Eileitern befinden, nicht minder eine kurze Lebensdauer; sie geraten bald in einen Zustand der Ueberreife (O. HERTWIG VIII 1890). Ihre normalen Funktionen sind geschwächt; sie lassen sich zwar noch eine Zeitlang befruchten, aber in anormaler Weise durch Eindringen vieler Samenfäden; sie treten infolgedessen auch nur in einen gestörten Entwicklungsprozeß ein. Hierin liegt unverkennbar eine Analogie mit der senilen Degeneration von Infusorien vor, die zur geeigneten Zeit an der Paarung verhindert waren.

Der dritte Satz, daß das frühere oder spätere Eintreten der Befruchtungsbedürftigkeit von äußeren Verhältnissen abhängig ist, läßt sich in einigen Fällen sehr deutlich nachweisen. So kann man durch stets erneute, reichliche Zufuhr von Nahrung Kulturen von Infusorien an der Paarung verhindern (MAUPAS XI 1889). Sie fahren fort, sich zu teilen, bis die ganze Kultur infolge Eintritts von „seniler Degeneration" (Entartung) ausstirbt. Umgekehrt kann man Kulturen von Infusorien, welche sich dem Zustand der Geschlechtsreife nähern, durch Nahrungsentziehung sofort zur Paarung bestimmen. „Une riche alimentation", bemerkt MAUPAS, „endort l'appétit conjugant; le jeûne, au contraire, l'éveille et l'excite."

Ebenso hat KLEBS (XII 1889) für das Wassernetz (Hydrodictyon) einen Einfluß der äußeren Lebensbedingungen auf die Bildung der Geschlechtszellen wahrnehmen und sie bald früher hervorrufen, bald verhindern können. — KLEBS hat gesunde, aus der freien Natur stammende Netze zur Gametenbildung dadurch gebracht, daß er sie in einer Rohrzuckerlösung von 7—10 Proz. kultivierte. Nach 5—10 Tagen zerfällt das Netz vollständig, indem sich Gameten in fast allen Zellen entwickelten. Ferner wird in den Zellen die Neigung zur Gametenbildung gesteigert, wenn man frische Netze in niedrigen Glasschalen mit relativ wenig Wasser an einem sonnigen Fenster kultiviert. Nach KLEBS besteht der Einfluß der Zimmerkultur darin, „daß durch sie das Wachstum zum Stillstand gebracht, dagegen die Erzeugung organischer Substanz mit Hilfe der Assimilation nicht behindert wird, während gleichzeitig ein gewisser Mangel an Nährsalzen eintritt." Auf der anderen Seite läßt sich, in ähnlicher Weise wie bei den Infusorien, die geschlechtliche Fortpflanzung unterdrücken. Zu dem Zwecke braucht man nur ein Netz, welches in seinen Zellen Gameten zu bilden beginnt, in eine 0,5—1,0-proz. Nährlösung zu übertragen, welche aus einem Teil schwefelsaurer Magnesia, einem Teil phosphorsauren Kali, einem Teil salpetersauren Kali und vier Teilen salpetersauren Kalks besteht. Nach einiger Zeit liefert es ungeschlechtliche Schwärmsporen, namentlich wenn es dann in frisches Wasser zurückgebracht wird.

Nach Beobachtungen von EIDAM bildet ein kleiner Pilz, Basidiobolus ranarum, auf reichlichem Nährsubstrat aus Konidien gezüchtet,

Digitized by Google

ein kräftiges Mycel, das gleichzeitig sowohl ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen (Konidien) als auch Geschlechtszellen erzeugt. Auf einem erschöpften Nährboden dagegen liefern die Konidien ein spärliches Mycel, welches sich sofort und ausschließlich durch Geschlechtszellen, die sich zu Zygosporen verbinden, fortpflanzt. — Reichliche Ernährung begünstigt bei Pflanzen, wie die Erfahrung der Gärtner lehrt, die vegetative Vermehrung und behindert die Samenbildung, während umgekehrt Blüten- und Samenbildung befördert wird durch Beschränkung des vegetativen Wachstums (Beschneiden von Wurzeln und Sprossen) und dadurch hervorgerufene Hemmung des Nahrungszuflusses.

Auch für Tiere, die sich auf parthenogenetischem Wege vermehren, liegen entsprechende Beobachtungen vor. Wenn der Phylloxera vastatrix die Nahrung entzogen wird, so kommen alsbald, wie Keller (XII 1887) durch Experimente gezeigt hat, die geflügelten Geschlechtsformen zum Vorschein, und es werden befruchtete Eier abgelegt.

In manchen Fällen, namentlich bei niederen Organismen, ist die Befruchtungsbedürftigkeit nur eine relative. Wenn bei der Alge Ectocarpus (Berthold XI 1881) die weibliche Gamete zur Ruhe gekommen ist, so ist sie für wenige Minuten empfängnisfähig geworden. „Erfolgt in dieser Zeit keine Befruchtung, so wird der Geißelfaden vollständig eingezogen, das Ei rundet sich ab und scheidet eine Zellulosehaut aus. Nach 24—48 Stunden zeigen sich dann die ersten Spuren einer parthenogenetischen Keimung.“ Sogar die männlichen Gameten sind hier, wenn auch in geringerem Grade als die weiblichen, spontan entwicklungsfähig. Nachdem dieselben mehrere Stunden herumgeschwärmt sind, gelangen sie schließlich, wie Berthold mitteilt, zur Ruhe, „aber nur ein Teil entwickelt sich langsam zu sehr schwächlichen und empfindlichen Keimpflanzen, ein anderer desorganisiert sich sogleich oder nach Verlauf von 1—2 Tagen“.

Ein sehr eigentümliches, fakultatives Verhältnis zeigen die Bienen, deren Eier sich, befruchtet oder unbefruchtet, entwickeln können. Nach Untersuchungen von Siebold u. a. liefern sie im unbefruchteten Zustand Drohnen, dagegen infolge der Befruchtung weibliche Tiere (Arbeitsbienen und Königinnen). Zuweilen entstehen Zwitter, wie Leuckart meint, aus Eiern, bei denen die Befruchtung zu spät erfolgte, um die in männlicher Richtung fortgeschrittene Entwicklung ganz umzugestalten.

Die Möglichkeit, durch äußere Eingriffe den Eintritt der Befruchtungsbedürftigkeit in den Geschlechtszellen zu beschleunigen oder sie im entgegengesetzten Fall aufzuhalten und eventuell aufzuheben, führt uns hinüber 1. zu den Erscheinungen der Parthenogenese und 2. zu der Merogonie.

A. Die Parthenogenese oder Jungfernzeugung.

In den meisten Fällen sind die Eizellen im Tier- und Pflanzenreich, wenn sie nicht rechtzeitig zur Kopulation gelangen, unfehlbar dem raschen Untergang verfallen. Obwohl aus eminent entwicklungsfähiger Substanz bestehend, können sie sich beim Fehlen der einen Bedingung trotzdem nicht entwickeln. Von der Unmöglichkeit spontaner Entwicklung der Eizellen waren die meisten Naturforscher in früheren Jahrhunderten so sehr überzeugt, daß sie die erste Angabe über Jungfernzeugung bei einer Tierart ungläubig aufnahmen. Der Entdecker der Parthenogenese ist der berühmte Genfer Naturforscher und Philosoph

Digitized by Google

Charles Bonnet. Er isolierte im Jahre 1762 eine weibliche Blattlaus sofort nach ihrer Geburt, züchtete sie monatelang auf einer sorgfältig gereinigten Futterpflanze in einem verschlossenen Gefäß und stellte fest, daß sie, ohne je mit einem Männchen in Berührung gekommen zu sein, trotzdem öfters hintereinander lebendige Junge zur Welt brachte. Um dem Einwand zu begegnen, daß eine früher stattgehabte Begattung noch auf mehrere spätere Geschlechter nachwirken könne, setzte er seine Versuche bis zur 10. Generation mit dem gleichen Erfolg fort, indem er immer wieder von neuem einzelne der in den vorausgegangenen Kulturen geborenen Blattläuse als Einsiedlerinnen isolierte.

Wie sehr die Entdeckung der allgemeinen Auffassung im 18. Jahrhundert zuwiderlief, läßt sich leicht daraus ersehen, daß die Pariser Akademie, an welche Bonnet einen brieflichen, durch den bekannten Réaumur übermittelten Bericht gesandt hatte, Veranlassung nahm, ihre Bedenken zu äußern, wie es wörtlich hieß: „gegen eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz entgegen wäre“.

Und in der Tat könnte es ja für die Säugetiere und für die meisten anderen Organismen als ein Naturgesetz bezeichnet werden, daß ihre männlichen und weiblichen Geschlechtszellen für sich allein absolut entwicklungsunfähig sind. Denn eine Säugetierart würde unfehlbar aussterben, wenn ihre männlichen und weiblichen Individuen sich nicht zum Zeugungsakt verbänden. Trotzdem kann es nicht als ein allgemeines Naturgesetz bezeichnet werden, daß die Eier ohne Befruchtung auch stets entwicklungsunfähig sind. Der Fall ist lehrreich, und es läßt sich an ihm besonders gut zeigen, wie bei biologischen Erscheinungen, von denen wir wegen ihrer großen Komplikation nur ein sehr lückenhaftes Verständnis gewöhnlich besitzen, das Wort „Gesetz“ nicht gebraucht werden sollte, da sich die Möglichkeit von Ausnahmen nicht ausschließen läßt.

Die gewöhnlich beobachtete Erscheinung, daß bei Tieren und Pflanzen die Eier zu ihrer Entwicklung der Befruchtung bedürfen, ist nur eine Regel, bei welcher man auf Ausnahmen gefaßt sein muß. Seit Bonnets Zeiten hat die Anzahl der Ausnahmen eine große Zunahme erfahren und wird sich bei weiter ausgedehnten Forschungen noch weiter vermehren. Wie bis jetzt schon festgestellt ist, kommt es erstens häufig vor, daß sowohl im Pflanzenreich wie im Tierreich in den Geschlechtsorganen Zellen gebildet werden, welche ihrer ganzen Anlage nach ursprünglich bestimmt waren, sich als Eier durch Befruchtung zu entwickeln, welche aber die Befruchtungsbedürftigkeit nachträglich verloren haben und sich infolgedessen ganz wie vegetative Fortpflanzungszellen, wie Sporen, verhalten. Zweitens aber können bei einigen Pflanzen und vielen Tierarten reife Eier zur Entwicklung ohne Befruchtung auch durch äußere Eingriffe veranlaßt werden.

Hiernach können wir zwei Arten von Parthenogenese unterscheiden: a) eine natürliche und b) eine experimentell oder künstlich hervorgerufene.

a) Die natürliche Parthenogenese.

Unter Parthenogenese verstehen wir die Erscheinung, daß Zellen, welche sich in den weiblichen Geschlechtsorganen als Eier ausgebildet haben, mehr oder minder weit in den Entwicklungsprozeß eintreten, ohne vorher befruchtet worden, also mit einer männlichen Zelle in Ver-

Digitized by Google

bindung getreten zu sein. Hierbei macht es nun wieder einen wichtigen Unterschied aus, ob das Ei sich parthenogenetisch zu entwickeln beginnt, bevor oder nachdem sein Kern den früher beschriebenen Reduktionsprozeß durchgemacht hat. Im ersten Fall besitzen die aus dem Ei durch Teilung hervorgehenden Embryonalzellen Kerne mit voller Chromosomenzahl, im zweiten Fall dagegen reduzierte Kerne mit halber Zahl. Um diesen Unterschied in der Konstitution der Kerne auszudrücken, hat STRASBURGER die Ausdrücke „diploid“ und „haploid“ geprägt. Diploide Kerne sind solche mit voller Chromosomenzahl, wie sie bei den Tieren alle Gewebszellen (Somazellen von WEISMANN) enthalten, haploide Kerne sind, wenn die Geschlechtsprodukte den Reifeprozeß durchgemacht haben, reduziert und mit halber Chromosomenzahl ausgestattet. Ein derartiger Unterschied in der Kernkonstitution läßt sich auch schon äußerlich an den Eiern daran erkennen, daß sie das eine Mal keine oder nur eine Polzelle, das andere Mal ihrer zwei (resp. drei) wie bei normalem Verlauf der Reifung gebildet haben.

Die Botaniker haben diesem Unterschied eine größere Bedeutung als die tierischen Histologen beigelegt; so hat WINKLER in seiner letzthin erschienenen Monographie „Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich“ zwei Unterarten der Jungfernzeugung aufgestellt, die er als somatische und generative bezeichnet. Eine somatische Parthenogenese liegt vor, wenn die Eier und die von ihnen abstammenden Embryonalzellen Kerne mit diploider und unreduzierter voller Chromosomenzahl führen; generativ wird dagegen die Parthenogenese genannt, wenn die Kerne der Eizellen und ihrer Deszendenten haploid oder in ihrer Chromosomenzahl reduziert sind.

Eine noch schärfere Trennung nehmen STRASBURGER, NOLL und einige andere Botaniker zwischen den Eizellen vor, je nachdem sie einen diploiden oder einen haploiden Kern einschließen. Sie sind der Ansicht, daß das Ei mit dem Ausbleiben einer vorausgehenden Reduktionsteilung seinen sexuellen Charakter völlig eingebüßt hat und wieder zu einer rein vegetativen Zelle geworden ist. Sie wollen daher für ihre Entwicklung zu einem Keim auch nicht das Wort „somatische Parthenogenese“ gebrauchen, sondern sehen hierin vielmehr nur „eine vegetative Keimbildung, die durch Geschlechtsverlust veranlaßt ist und unter den Begriff der Apogamie fällt“ (STRASBURGER 1908, p. 80). Für sie „liegt jungfrauliche Zeugung oder Parthenogenesis nur vor, wenn die Entwicklung aus einem Gameten oder einem Ei mit reduzierter Chromosomenzahl erfolgt“ (l. c. p. 80).

Auf tierischem Gebiet wird man sich wohl kaum entschließen, dem Begriff Parthenogenese eine so enge Fassung zu geben. Denn einmal sind im Tierreich die Eier doch dadurch, daß sie in besonderen, den Zwecken der Fortpflanzung bestimmten Organen schon frühzeitig ausgebildet werden und einen bestimmten histologischen Charakter gewinnen, so wesentlich von allen anderen Körperzellen unterschieden, daß man sie, auch wenn sie nicht befruchtet werden, als Eier bezeichnet. „Das Wesen der Keimzelle wird“, wie auch WINKLER hervorhebt, „nicht durch die reduzierte Chromosomenzahl, sondern durch physiologische Eigenschaften charakterisiert“, durch ihre Befruchtungsfähigkeit und ihre Befruchtungsbedürftigkeit, welche nicht von der Chromosomenzahl abhängt. Und zweitens wird man schon aus historischen Gründen den Namen Parthenogenese beibehalten, weil das Objekt, für welches er zuerst gebraucht wurde, nämlich die Eier der Aphiden, nur eine

Polzelle und somit auch unreduzierte Kerne besitzen. Wie bei den Aphiden, verhalten sich aber die Eier bei fast allen Tiergruppen, bei denen Entwicklung ohne Befruchtung als natürliches Vorkommnis festgestellt ist. „Generative Parthenogenese“ von Eiern mit reduzierten Kernen ist im Tierreich ein sehr seltener Befund, während die somatische ziemlich häufig in vielen Klassen der Wirbellosen nachgewiesen worden ist. Wir halten daher den Begriff Parthenogenese in seinem alten Umfang aufrecht und gebrauchen das Wort „Apogamie“ in der engeren, ihm von DE BARY gegebenen Bedeutung für die Fälle, in denen eine Rückbildung der Geschlechtsorgane stattgefunden hat und die Erhaltung der Art durch Entwicklung vegetativer oder somatischer Zellen geschieht. Dem Beispiel WINKLERS folgend, unterscheiden wir zwei Unterarten der Parthenogenese, eine somatische und eine generative, je nachdem die Kerne die volle oder die halbe, reduzierte Chromosomenzahl führen, also diploid oder haploid sind.

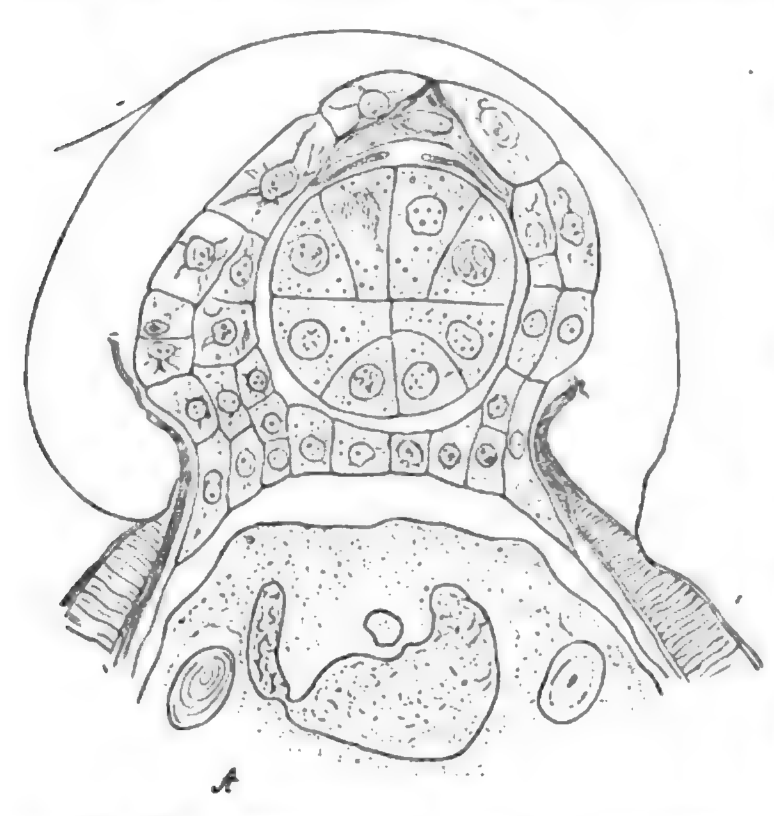


Fig. 330. **Durchschnitt durch die parthenogenetisch entstandene Keimanlage von Marsilia Drummondii.** Nach STRASBURGER. Im geschlossenen Archegoniumhals ist die Kanalzelle erhalten.

An diese begrifflichen Bestimmungen schließen wir eine kurze Uebersicht über die Verbreitung der natürlichen Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreich an.

Im Pflanzenreich stand jahrzehntelang die von BRAUN 1857 entdeckte Parthenogenese von Chara crinita als isolierter Fall da. Im ganzen nördlichen Europa ist Chara crinita nur in weiblichen Exemplaren verbreitet. Die in ihren Oogonien gebildeten Eier entwickeln sich hier ohne Befruchtung zu normalen, keimfähigen Früchten, deren Kerne diploid sind. Nach neueren Untersuchungen von ERNST gibt es bei Chara crinita eine haploidkernige, befruchtungsbedürftige Rasse und eine diploide, parthenogenetische Rasse, deren Eier auch bei Gegenwart von männlichen Pflanzen nicht mehr befruchtungsfähig sind.

Durch mikroskopisch-experimentelle Arbeiten ist indessen in letzter Zeit die Parthenogenese im Pflanzenreich als eine viel weiter verbreitete Erscheinung nachgewiesen worden; sie wird sowohl bei Kryptogamen, bei Marsilia Drummondii und anderen Arten, als auch bei mehreren Phanerogamen, bei Kompositen, bei Antennaria, Alchimilla, bei Thalictrum, Bryonia, bei Taraxacum, bei Hieracium, bei der Thymeläacee Wikstroemia angetroffen.

Bei Marsilia Drummondii werden von den Prothallien Archegonien (Fig. 330) ausgebildet. Die in ihnen eingeschlossenen Eier können aber nicht befruchtet werden, weil der Archegoniumhals sich gar nicht öffnet

Digitized by

und auch die Bauchkanalzellen nicht verschleimen. Trotzdem entwickeln sie sich in genau derselben Weise wie geschlechtlich erzeugte Keime. Die hier vorliegende Parthenogenese ist eine somatische; denn im Unterschied zu anderen Marsiliaarten mit sexueller Fortpflanzung, deren Prothallien haploide Kerne mit 16 Chromosomen erkennen lassen, sind die Kerne im Prothallium und im Ei von M. Drummondii diploid mit 32 Chromosomen.

Auch die oben aufgeführten Phanerogamen sind somatisch parthenogenetisch. Bei Antennaria alpina z. B. macht die Embryosackmutterzelle keine Vierteilung durch, wie bei anderen verwandten Arten (Antennaria dioeca) mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Sie wird also direkt zur Eizelle (Makrospore), deren Kern infolge der unterbliebenen Reduktion mit voller Chromosomenzahl ausgestattet ist (Fig. 331). Sie entwickelt sich zu einem normalen Embryo, trotzdem in der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches nachzuweisen ist.

Fig. 331. **Antennaria alpina**, Parthenogenetische Embryobildung. 1 Fertig ausgebildeter Embryosack. Die beiden Synergiden liegen vor dem Ei, die beiden Polkerne nebeneinander. — 2 Die Eizelle beginnt auszuwachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. — 3 Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. Nach Juel 1900, Fig. V, p. 23.

Interessante Fortpflanzungsverhältnisse hat Lidforss durch Kreuzung mehrerer Rubusarten aufgedeckt. Bestäubte er z. B. isolierte Pflanzen von Rubus nemoralis var. acum. mit Pollen von Rubus caesius, so bestand ein Teil der Nachkommen aus typischen Bastarden zwischen den beiden Arten, ein anderer Teil dagegen glich ganz den mütterlichen Pflanzen. Nach Baur und Lidforss ist die Erklärung für das sonderbare Ergebnis folgende: Bei Rubus nemoralis kommen zweierlei Eizellen vor, solche, die haploidkernig und befruchtungsbedürftig sind, und solche, die diploidkernig und einer parthenogenetischen Entwicklung fähig sind. Nur die ersten liefern in dem Kreuzungsversuch die Bastarde, die anderen dagegen die rein mütterlichen Nachkommen, bei denen der Bestäubungsreiz die parthenogenetische Entwicklung ausgelöst hat (Pseudogamie nach Focke).

Als eine besondere Erscheinung, welche mit der Parthenogenese in irgendeinem noch nicht aufgeklärten, ursächlichen Zusammenhang stehen

Digitized by Google

muß, verdient noch erwähnt zu werden, daß bei den meisten parthenogenetischen Phanerogamen die Entwicklung des Pollens tiefe Störungen erkennen läßt (z. B. bei Alchimilla, Taraxacum, Hieracium etc.). „Bei manchen Arten gehen schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde, bei anderen gehen sie nur eine Teilung ein, und es desorganisieren sich erst die Teilprodukte, bei manchen endlich wird zwar die Tetradenbildung durchgeführt, liefert aber verkümmernde und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner.“ Die fertigen Staubbeutel enthalten oft keinen Pollen mehr. Eine entsprechende abgestufte Reihe von Verbildungen zeigt die Pollenentwicklung und die Spermiogenese bei pflanzlichen und bei tierischen Bastarden, wie später beschrieben werden wird.

Noch zahlreicher als im Pflanzenreich sind die Fälle von tierischer Parthenogenese. Sie sind namentlich bei kleineren Tieren aus dem Stamm der Arthropoden, bei Rotatorien, Aphiden, Daphnoiden, Lepidoptern etc. beobachtet worden. Dieselben Weibchen bringen zu gewissen Zeiten in ihrem Eierstock nur Eier hervor, welche sich ohne Befruchtung entwickeln, und zu anderer Zeit wieder Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Beide physiologisch so verschiedenen Eier unterscheiden sich gewöhnlich auch in ihrem Aussehen. Die parthenogenetischen Eier sind außerordentlich klein und dotterarm und werden demgemäß in größerer Zahl und in kurzer Zeit entwickelt. Die befruchtungsbedürftigen Eier dagegen übertreffen sie um ein Vielfaches an Größe und Dotterreichtum und brauchen längere Zeit zu ihrer Entwicklung. Da die einen allein im Sommer, die anderen hauptsächlich bei Beginn der kalten Jahreszeit gebildet werden, hat man sie auch als Sommer- und Wintereier unterschieden. Letztere heißen auch Dauereier; da sie nach der Befruchtung eine längere Ruheperiode durchmachen müssen, während die Sommereier immer sofort wieder in den Entwicklungsprozeß eintreten (Subitaneier).

Eine Beziehung zu äußeren Bedingungen ist bei der Entwicklung der parthenogenetischen Sommereier und der befruchtungsbedürftigen Wintereier unverkennbar. Bei den Aphiden begünstigt reichliche Ernährung die Bildung von Sommereiern, während Nahrungsbeschränkung die Erzeugung befruchtungsbedürftiger Eier veranlaßt. Auch bei den Daphnoiden bestehen augenscheinlich Beziehungen zu den äußeren Lebensbedingungen, wenn auch die einzelnen Faktoren sich experimentell weniger leicht feststellen lassen. Es geht dies schon daraus hervor, daß bei den einzelnen Arten der Daphnoiden je nach den Lebensbedingungen, unter denen sie sich befinden, der Generationszyklus ein verschiedenes Aussehen gewinnt. Bewohner kleiner Pfützen, die leicht austrocknen, bringen nur eine oder wenige Generationen von Weibchen hervor, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren; dann werden schon befruchtungsbedürftige Eier erzeugt, so daß im Laufe eines Jahres mehrere Zeugungskreise (bestehend aus Jungfernweibchen und Geschlechtstieren) aufeinanderfolgen. See- und Meerbewohner dagegen erzeugen eine lange Reihe von Jungfernweibchen, ehe es gegen Ende der warmen Jahreszeit zur Ablage von befruchtungsbedürftigen Dauereiern kommt. Ein Zeugungkreis füllt daher hier ein ganzes Jahr aus. (Polyzyklische und monozyklische Arten von Weismann.)

Weismann (XII 1880), der den Gegenstand einer sehr eingehenden Prüfung unterworfen hat, bemerkt, „daß ein- und zweigeschlechtliche Generationen in verschiedener Weise bei den Daphnoiden miteinander

Digitized by Google

abwechseln und daß der Modus ihres Wechselns in auffallender Beziehung zu den äußeren Lebensverhältnissen steht. Je nachdem Vernichtungsursachen (Kälte, Austrocknen usw.) mehrmals im Jahre, oder nur einmal, oder gar nicht die Kolonien einer Art heimsuchen, finden wir Daphnoiden mit mehrfachem Zyklus innerhalb eines Jahres, oder mit einem Zyklus, oder schließlich sogar Arten, welche gar keinen Generationszyklus mehr erkennen lassen, und wir können danach polyzyklische und azyklische Arten unterscheiden". Bei manchen Arten, die häufig wechselnden Bedingungen ausgesetzt sind, beobachtet man, daß von den im Eierstock sich entwickelnden Eiern einige sich zu Sommereiern ausbilden, während andere den Ansatz machen, zu Wintereiern zu werden. Es findet nach einem Ausspruch von WEISMANN im Körper der Weibchen „gewissermaßen ein Kampf statt zwischen der Tendenz zur Bildung von Dauereiern und derjenigen zur Bildung von Sommereiern". So kann man namentlich bei Daphnia pulex zwischen mehreren Sommereiern öfters die Anlage eines Dauereies im Ovarium erkennen, welches einige Tage wächst, sogar den feinkörnigen, charakteristischen Dotter in sich abzulagern beginnt, dann aber in der Entwicklung stille steht, um sich sodann allmählich aufzulösen und vollständig zu verschwinden. Wenn Wintereier entwickelt worden sind, aber infolge der Abwesenheit von Männchen nicht befruchtet werden können, so zerfallen sie nach einiger Zeit und es kommt jetzt wieder zur Entstehung von Sommereiern.

Wie erklärt es sich nun, daß von Eiern, die in demselben Keimstock nacheinander entstehen, die einen der Befruchtung bedürfen, die anderen nicht? WEISMANN (XI 1887), BLOCHMANN (XII 1887), PLATNER (XII 1889) u. a. haben die sehr interessante Entdeckung gemacht, daß in der Bildung der Polzellen (siehe darüber p. 254, 302), ein wichtiger und ziemlich durchgreifender Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern besteht. Während nämlich bei diesen zwei Polzellen abgeschnürt werden, unterbleibt bei jenen die Entwicklung der zweiten Polzelle und infolgedessen auch die mit diesem Vorgang verbundene Reduktion der Keimsubstanz. Der Eikern des Sommereies der Daphnoiden z. B. besitzt daher auch ohne Befruchtung die ganze Chromatinmasse eines Normalkerns und die volle Chromosomenzahl, ist also nach der Terminologie der Botaniker diploid.

Es ist aber leicht einzusehen, daß durch dies interessante Verhalten das Wesen der Parthenogenese selbst in keiner Weise erklärt wird. Denn das Sommerei hat ja die Neigung, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, schon ehe es zur Bildung der Polzellen schreitet, wie aus der geringen Ansammlung des Dotters, der abweichenden Beschaffenheit der Hüllen etc. hervorgeht. Das Ei wird nicht dadurch parthenogenetisch, weil es die zweite Polzelle nicht bildet, sondern weil es schon für parthenogenetische Entwicklung bestimmt ist, bildet es die zweite Polzelle nicht; es bildet sie nicht, weil unter diesen Verhältnissen eine Reduktion der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr hat.

Sehr interessante Fortpflanzungsverhältnisse haben die Forschungen von E. KRÜGER und P. HERTWIG bei einigen Nematoden aufgedeckt. So beschreibt P. HERTWIG bei Rhabditis pellio das Vorkommen von zweierlei Sorten von Weibchen. Die Eier der einen bilden, nachdem das Spermium eingedrungen ist, der Norm entsprechend 2 Richtungs-

Digitized by Google

körper. Der Samenkern verschmilzt alsdann mit dem haploiden Eikern und beteiligt sich in normaler Weise an der Entwicklung, bei welcher männliche und weibliche Tiere im Verhältnis 1 : 1 entstehen. Auch in die Eier der zweiten Sorte von Weibchen muß ein Spermium eindringen, damit sie ihre Entwicklung beginnen können. Ihr Eikern bildet jedoch nur 1 Richtungskörper. Der Samenkern verschmilzt aber nicht mit dem Eikern und beteiligt sich nicht an der Bildung des Furchungskerns, degeneriert vielmehr allmählich im Eiplasma. So ist er als kompakter Körper in dem auf Fig. 332 abgebildeten zweigeteilten Ei deutlich neben dem einen in Teilung befindlichen Furchungskern zu sehen. Die Furchungskerne werden also ausschließlich von dem Eikern geliefert, der aber keine Reduktion seiner Chromosomenzahl erfahren hat, da hier im Gegensatz zu der ersten Sorte von Eiern nur 1 Richtungskörper gebildet wird. Das Spermium hat also nur als entwicklungserregender Faktor gewirkt. Die auf diese Weise auf parthenogenetischer Grundlage entstehenden Tiere besitzen dieselbe Chromosomengarnitur wie ihre Mütter; sie sind daher auch ausnahmslos Weibchen, die ihrerseits wieder nach Besamung nur parthenogenetisch sich entwickelnde Eier produzieren.

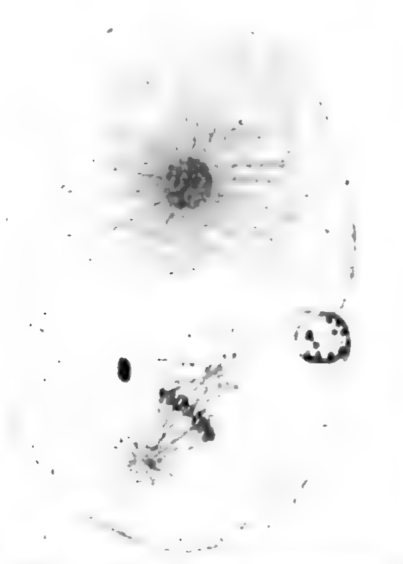


Fig. 332. **Parthenogenetisches, zweigeteiltes Ei von Rhabditis pellio.** In der unteren Blastomere ist links neben der Teilungsspindel das degenerierende Spermachromatin zu sehen, rechts die einzige Polzelle. Nach PAULA HERTWIG.

Auf dem Gebiete der Parthenogenese sind noch andere eigentümliche Erscheinungen beobachtet worden, deren genaueres Studium wahrscheinlich zur Klärung dieser und jener Frage auch manches beitragen wird. Eine solche Erscheinung, deren Tragweite zurzeit noch nicht übersehen werden kann, ist die Tatsache, daß der Vorbereitungsprozeß für die Befruchtung sogar dann, wenn er schon weiter als bis zur Bildung der ersten Polzelle geschritten ist, wieder rückgängig gemacht werden kann.

Bei einigen Tieren machen die Eier, wenn sie nicht zu normaler Zeit befruchtet werden, gewissermaßen noch einen Ansatz zu einer parthenogenetischen Entwicklung. Dieselbe unterscheidet LÉCAILLON (XII 1910) von der natürlichen vollständigen Parthenogenese, die ein lebensfähiges, ausgebildetes Tier liefert, als partielle oder rudimentäre oder abortive. Eine solche ist bei Wirbellosen schon häufiger beschrieben worden, doch ist ihre Verbreitung im Tierreich, namentlich im Hinblick auf die Veränderungen des Eikerns, noch wenig durchforscht. Von den Eiern mancher Würmer, einzelner Arthropoden, Echinodermen werden Angaben gemacht, daß sie auch bei Abwesenheit von männlichem Samen sich zu furchen, eventuell selbst Keimblätter zu bilden beginnen, dann aber in ihrer Entwicklung still stehen bleiben und absterben. Abnorme, äußere Verhältnisse scheinen das Zustandekommen solcher Parthenogenese in einzelnen Fällen zu begünstigen, wie z. B. bei Asteracanthion. Es ist dann folgender bemerkenswerter Vorgang bei der Entstehung der Polzellen von mir (VIII 1890) bei Asteracanthion (Fig. 333), von BOVERI (VIII 1890) bei Nematoden und bei Pterotrachea beobachtet worden.

Nach der Abschnürung der ersten Polzelle (Fig. 333 A *rk*[1]) ergänzt sich die im Ei zurückgebliebene Spindelhälfte zu einer Vollspindel, als ob jetzt auch die zweite Polzelle abgeschnürt werden soll. Trotzdem unterbleibt ihre Bildung; denn aus der zweiten Spindel gehen durch Teilung nur 2 Kerne hervor, die im Ei selbst bleiben (Fig. 333 B und C *rk*[2] und *eik*). Hier verschmelzen sie nach einiger Zeit, indem sie sich nach der Mitte des Dotters hin bewegen, nachträglich miteinander und liefern so (Fig. 333 D) wieder einen Kern, durch welchen die bald nachfolgenden, parthenogenetischen Prozesse eingeleitet werden. Es wird hier also die zweite Teilung, welche die Reduktion der Kernmasse und eine nachfolgende Befruchtung zum Zweck hat, wieder rückgängig gemacht. Daß hierdurch indessen in den vorliegenden Fällen kein ausreichender Ersatz für den Ausfall der Befruchtung geschaffen ist, lehrt

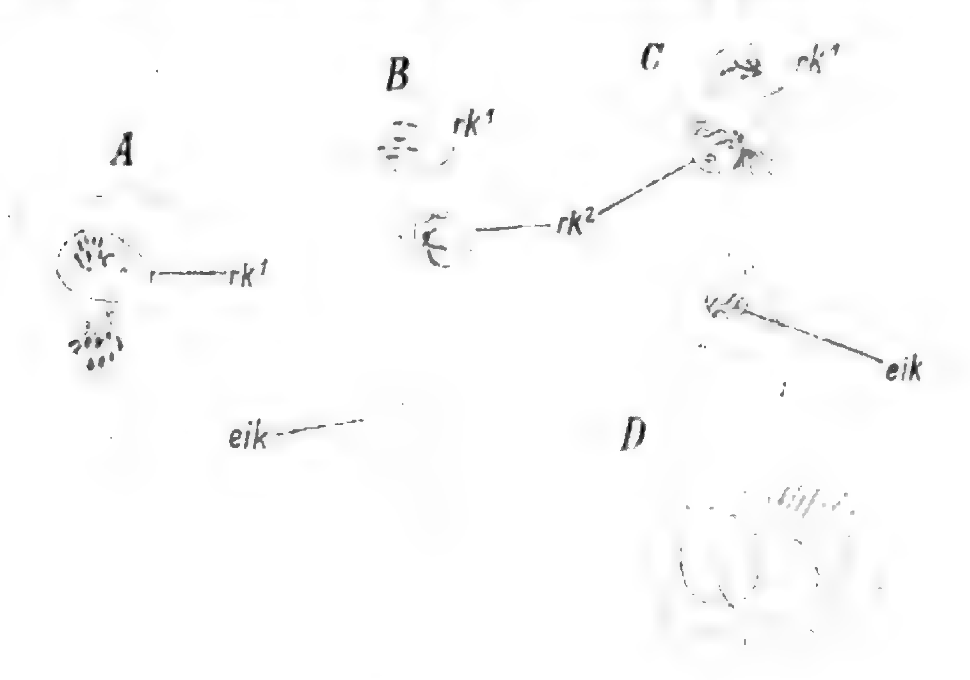


Fig. 333. **Die Anlage zur Bildung des zweiten Richtungskörpers und Rückbildung desselben an einem zur parthenogenetischen Entwicklung neigenden Ei von Astropecten.** Nach O. Hertwig aus Korschelt und Heider. A dC zweite Richtungsspindel und darüber liegend der erste Richtungskörper (*rk*[1]), B und ie unter dem ersten Richtungskörper der zweite Richtungskern (*rk*[2]) nach Teilung der zweiten Richtungsspindel, weiter nach innen der Eikern (*eik*), D der Eikern und der zweite Richtungskern dicht aneinander gelagert.

der weitere Verlauf des in Szene gesetzten, parthenogenetischen Entwicklungsprozesses, nämlich das mehr oder minder früh erfolgende Absterben des Keimes.

Aus dem Umstand, daß bei parthenogenetischer Entwicklung die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt oder wieder rückgängig gemacht wird, könnte man den Schluß ziehen, daß eine Entwicklung unmöglich sei in allen Fällen, in denen sich schon die Reduktion der Kernmasse auf die Hälfte des Normalmaßes vollzogen habe, und daß sie dann nur durch Befruchtung wieder hervorgerufen werden könne.

Dieser Schluß erweist sich indessen auf Grund mehrerer Beobachtungen und Experimente als nicht zutreffend. Denn einmal sind von Ptatner (XII 1889), Blochmann (XII 1889), Henking (XI 1890/92) u. a. Beobachtungen mitgeteilt worden, daß Eier von gewissen Arthropoden (Liparis dispar, Bienen), trotzdem sie wie befruchtungsbedürftige

Digitized by Google

Eier zwei Polzellen geliefert haben, sich doch auf parthenogenetischem Wege zu normalen Tieren entwickeln. Allerdings ist in diesen Fällen noch eine genauere Feststellung des Sachverhalts mit Rücksicht auf die Zahl der Chromosomen in der Eizelle und in den aus ihr hervorgehenden Embryonalzellen wünschenswert.

Zweitens aber ist auch durch Experimente sicher festgestellt worden, wie die nächsten Abschnitte über künstliche Parthenogenese und über Merogonie lehren werden, daß tierische Kerne mit reduzierter Chromosomenzahl keineswegs ihr Teilvermögen verloren haben und daher auch ohne Ergänzung durch Befruchtung sich durch Karyokinese vermehren können. Somit können wir auch im Tierreich nach dem Vorschlag von Winkler eine somatische und eine generative Parthenogenese, die eine mit voller Chromosomenzahl und diploiden Kernen, die andere mit reduzierter Zahl und haploiden Kernen unterscheiden. Eine genauere Untersuchung der Unterschiede, die sich in beiden Fällen, auch in bezug auf die Kernkonstitution der beiderseitigen Entwicklungsprodukte, ergeben werden, ist sehr wünschenswert. (Man vergleiche hierzu den Abschnitt über Spermiogenese bei der Honigbiene, p. 314.)

Noch mehr als bei den Wirbellosen bedürfen die Verbreitung und die Erscheinungen der abortiven Parthenogenese bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere erneuter Untersuchungen mit Hilfe der neuzeitlichen verbesserten Methoden. Nach den bestimmten und eingehenden Angaben von Lécaillon macht das unbefruchtete Hühnerei regelmäßig eine Segmentation durch, die aber langsamer als beim befruchteten Ei verläuft und bald nach der Ablage zu einer Degeneration der abgefurchten Keimscheibe führt. Dabei werden unregelmäßige und multipolare Kernteilungsfiguren in einzelnen Embryonalzellen beobachtet.

Manche Angaben, die über Veränderungen unbefruchteter Eier von Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugetieren von dieser und jener Seite in älterer und neuerer Zeit gemacht worden sind und die sich zum Teil in einer Arbeit von Lécaillon (XII 1910) zusammengestellt finden, bedürfen noch bestätigender und vor allen Dingen genauerer mikroskopischer Untersuchung.

b) Künstliche oder experimentelle Parthenogenese.

Es ist eine durch Erfahrungen der Pathologen wohlbekannte Erscheinung, daß durch Reize verschiedener, aber namentlich chemischer Art, Zellen mit ruhenden Kernen zu Teilungen veranlaßt werden können. Als Beispiel sei auf die geätzte Hornhaut hingewiesen, in welcher sich einige Zeit nach Aetzung mit dem Silber- oder Kupferstift reichliche Kernteilungsfiguren einstellen, oder auf die Gallen bei den Pflanzen, die durch reaktive Gewebswucherung in gesetzmäßigen, konstanten Formen gebildet werden, wenn von bestimmten Insekten, wie Gallwespen, Eier in junges Pflanzengewebe abgelegt werden und sich hier zu Larven entwickeln. Ebenso läßt sich auch die reife Eizelle durch äußere Eingriffe zu Teilungen und eventuell zu einer mehr oder weniger weit fortschreitenden Entwicklung anregen, die man als künstliche oder experimentelle Parthenogenese bezeichnet. Der Gegenstand hat schon zu zahlreichen Untersuchungen Veranlassung gegeben und eine um so größere Beachtung gefunden, je mehr einige Forscher durch ihn das Wesen der Befruchtung glaubten aufklären zu können in einer Weise, welche sich nicht rechtfertigen läßt und in einem späteren Abschnitt noch näher besprochen werden wird.

Digitized by Google

Um die Erforschung der experimentellen Parthenogenese haben sich besonders RICHARD HERTWIG (XII 1896), LOEB (XII 1899—1908), YVES DELAGE (XII 1899—1902), MORGAN (XII 1900), BATAILLON (XII 1901), WINKLER (XII 1900, 1901), WILSON (XII 1900), LILLIE (1908) verdient gemacht. Wie R. HERTWIG feststellte und WASSILIEFF (XII 1902) später bestätigte, beginnen bei reifen Seeigeleiern, wenn sie $1/_2$—3 Stunden in Meerwasser mit einem Zusatz von 0,1 Proz. Strychnin übertragen werden, die Kerne sich nach kurzer Zeit in mehr oder minder abgeänderte Teilungsfiguren, in ein- und zweipolige Spindeln umzuwandeln. Doch kommt es trotz dieser Kernveränderungen in der Regel nicht zu einer Teilung des Eies.

Zu einer viel weitergehenden und der normalen sehr ähnlichen Entwicklung haben LOEB und YVES DELAGE die Eier von Echinodermen und Würmern zu bringen vermocht, wenn sie dieselben in geeigneter Weise mit Salzlösungen behandelten. LOEB hat zahlreiche Gemische ausprobiert, indem er Meerwasser entweder mit $MgCl_2$ oder KCl oder NaCl oder $CaCl_2$ in verschiedenen Prozenten versetzte. Nachdem die reifen Eier von Seeigeln, Seesternen und Chaetopterus $1/_4$—2 Stunden in ihnen verweilt hatten, wurden sie in reines Meerwasser zurückgebracht. Je mehr $MgCl_2$ oder KCl dem Gemisch zugesetzt war, um so kürzer mußten die Eier, wenn normale Entwicklung eintreten sollte, in ihm belassen werden. Je nachdem das richtige Verhältnis getroffen war, konnte ein mehr oder minder großer Prozentsatz der Seeigeleier bis zum Stadium der Blastula und sogar des Pluteus gezüchtet werden. Chaetopteruseier entwickeln sich zur Trochophora; besonders stark reagierten sie auf Zusatz von KCl zum Seewasser; denn wenn sie nur 3 Minuten lang in ein Gemisch von 2 ccm $2^1/_2$ n KCl + 98 ccm Meerwasser gebracht wurden, trat künstliche Parthenogenese ein. Auch Zusatz von sehr geringen Mengen von Salzsäure ergab günstige Resultate. In eine Lösung von 100 ccm Meerwasser + 2 ccm $1/_{10}$ n HCl auf einige Zeit gebracht, erreichten unbefruchtete Chaetopteruseier zum Teil das Trochophorastadium. Gemische, die für Chaetopterus geeignet waren, erwiesen sich für Echinodermeneier unwirksam.

Je nach der Zusammensetzung der angewandten Flüssigkeit können pathologische Entwicklungsprozesse hervorgerufen werden; so können anstatt einer Larve 3, 4 oder selbst 6 Blastulae aus einem Ei den Ursprung nehmen. Letzteres ist der Fall, wenn das Meerwasser mit $MgCl_2$ oder NaCl versetzt wird, während bei Zusatz von gleicher Menge KCl aus einem Ei nur eine Larve hervorgeht.

Für die Wirkung der von ihm hergestellten Flüssigkeiten gab LOEB zwei Erklärungen. In einem Teil der Fälle ließ er die Parthenogenese durch Zunahme des osmotischen Druckes infolge der stärkeren Konzentration der Versuchsflüssigkeit hervorgerufen werden. Es soll hierdurch den Eiern Wasser entzogen werden. Andere Fälle wieder suchte LOEB durch spezifische chemische Einwirkungen zu erklären, durch Substanzen, welche chemische und physikalische Prozesse beschleunigen und daher katalytische genannt werden. So nahm er besonders für die Versuche mit KCl an, daß hier K-Ionen katalytisch wirken, indem sie einen Prozeß, der sonst zu langsam verlaufen würde, beschleunigen.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie LOEB ist YVES DELAGE gelangt, der die meisten Versuche des amerikanischen Physiologen einer Nachprüfung unterzogen und sie zugleich noch in anderer Richtung erweitert hat. Wie LOEB, erzielte er günstige Ergebnisse nicht nur mit konzentrierten

Digitized by Google

Salzlösungen, welche dem Ei Wasser entziehen, sondern auch mit chemischen Substanzen, welche den osmotischen Druck unverändert lassen, und sogar mit hypotonischen Salzlösungen. Der Erklärung von LOEB hält er entgegen, daß jeder passende Reiz das Ei, welches sich in einem Zustand labilen Gleichgewichts befinde, zur Entwicklung anregen könne, daß der Reiz daher nicht spezifisch sei. Verschiedenartige physikalische und chemische Reize können das gleiche Resultat bewirken. Wasserentziehung (Osmose) und Wirkung der Ionen sind nur ein Teil dieser Faktoren. Die Idee, daß die chemischen Substanzen katalytisch sind, verwirft er.

Die Auffassung von DELAGE ist wohlbegründet. In der Tat kann man auf sehr verschiedenen Wegen experimentelle Parthenogenese erzielen. WINKLER z. B. bereitete sich aus dem Samen von Seeigeln einen Extrakt, den er dem Seewasser zusetzte, und stellte fest, daß im Extrakt ein Stoff vorhanden ist, der unbefruchtete Eier zu einigen Teilungen, im günstigsten Falle bis zum 16. Zellenstadium, veranlaßte. Allerdings fiel ein großer Teil der Versuche negativ aus. Ein ausgezeichnetes Mittel für eine experimentelle Parthenogenese bei den Seesternen fand DELAGE in der Kohlensäure. MATHEWS konnte durch die einfach mechanische Wirkung des Schüttelns es erreichen, daß sich aus unbefruchteten Seesterneiern Bipinnarialarven entwickelten. Entwicklungserregend kann zuweilen eine plötzlich hervorgerufene stärkere Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur wirken. Auch hierfür ist das klassische Beispiel das Ei von Asterias glacialis oder Forbesii. GREELY (XII 1902) hat Asteriaseier 1—7 Stunden lang im Wasser von $+4^{\circ}$ bis $+7^{\circ}$ C übertragen und beim Zurückbringen in warmes Wasser nicht nur Teilungen, sondern auch die Weiterentwicklung zu Larven beobachtet. DELAGE (XII 1901, p. 309) hat durch plötzliche Erhöhung der Wassertemperatur ($+30^{\circ}$ bis 33°) den Eiern einen Anstoß zu parthenogenetischer Entwicklung gegeben, und zwar erhielt er die besten Ergebnisse, wenn die Wärme während kurzer Zeit und in so hohen Graden einwirkte, daß sie die Eier bei längerer Dauer abtöten würde. LILLIE (XII 1908) hat die Ergebnisse von DELAGE bestätigt und einige genauere Angaben hinzugefügt. Das zur Erzeugung von Parthenogenese günstigste Moment der Reifeperiode ist die Zeit etwa 10—20 Minuten vor der Abtrennung der ersten Polzelle. Die Temperatur muß plötzlich auf $+35^{\circ}$ bis 38° erhöht werden. Die Expositionsdauer ist eine sehr kurze und steht in Abhängigkeit zur Höhe der Temperatur; so beträgt sie etwa 70 Sekunden bei 35°, 40 bis 50 Sekunden bei 36°, 30 Sekunden bei 37° und 20 Sekunden bei 38°. Die erste Folge des Eingriffs ist die Bildung einer Dotterhaut wie bei normaler Befruchtung. Dann treten die Teilungen auf, und es entwickeln sich, wenn auch nicht alle, doch viele Eier zu freischwimmenden Larven. Selbst die Eier der Wirbeltiere, bei welchen unter natürlichen Verhältnissen niemals eine Entwicklung ohne Befruchtung stattfindet, oder wenigstens noch in keinem einzigen Fall je beobachtet worden ist, tragen unter gewissen Bedingungen auch die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung in sich. Es geht dies mit Sicherheit aus den wichtigen Experimenten von BATAILLON hervor, die bald von HENNEGUY, BRACHET, LEVY und LOEB bestätigt wurden und auch insofern von besonderen Interesse sind, als der in ihnen angewandte Anreiz zur Parthenogenese in einer geringfügigen Verletzung des unbefruchteten Eies besteht. BATAILLON hat die dem Uterus entnommenen Eier von Rana fusca einzeln auf eine flache Schale aufgesetzt, mit einer feinen, scharf zuge-

Digitized by Google

spitzten Platinnadel vorsichtig angestochen und mit Wasser übergossen. Während dieser Manipulationen waren alle Kautelen beobachtet worden, um jede Möglichkeit auszuschließen, daß die Eier hätten mit Samen in Berührung kommen können. Trotzdem begann ein großer Prozentsatz der angestochenen Eier sich nach 4 Stunden bei 15° Wassertemperatur regelmäßig zu teilen.

Während später die Entwicklung bei einem Teil des Versuchsmaterials keine weiteren Fortschritte machte, hatten andere Eier am Anfang des 3. Tages gastruliert und zeigten den RUSCONIschen Dotterpfropf. Die so ohne Befruchtung entstandenen Embryonen ließen sich allerdings nur in geringer Anzahl weiterzüchten. Nach den zahlenmäßigen Angaben von BATAILLON sind nur 120 Larven von 10000 angestochenen Eiern von Rana fusca zum Ausschlüpfen aus den Gallerthüllen gekommen und von diesen konnten wieder nur 3 Larven bis zur Metamorphose gebracht werden. BATAILLON nennt die von ihm erzielte Parthenogenese eine traumatische (parthénogénèse traumatique), da die Anregung der Eier zur Entwicklung nur durch eine feine Verletzung mit der Nadel hervorgerufen wurde.

Sehr viel günstigere Resultate ergibt eine andere Methode der experimentellen Parthenogenese, die von O., G. und P. HERTWIG ausgearbeitet worden ist und die den Vorteil hat, daß sie überall, wo eine künstliche Besamung ausführbar ist, angewandt werden kann. Die genannten Forscher bestrahlten die Samenfäden von Amphibien, Fischen und Seeigeln intensiv mit Radium. Wie in Kapitel IV (p. 237) dargelegt worden ist, wirken diese Strahlen besonders schädigend auf die Kernsubstanzen ein, während das Protoplasma fast gar nicht geschädigt wird. Die Samenfäden behalten daher trotz intensiver Bestrahlung lange Zeit ihre Beweglichkeit bei und bleiben zur Besamung tauglich. Daher verläuft auch, wie G. HERTWIG nachgewiesen hat, die erste Phase der Befruchtung noch in normaler Weise; denn es dringt ein Samenfaden in das Ei ein; auch wird sofort eine Dotterhaut gebildet und abgehoben. Dann aber beginnt sich eine Reihe der verschiedenartigsten Störungen einzustellen.

Beim höchsten Grad der Radiumschädigung wandert zwar der Samenfadenkopf noch eine Strecke weit dem Eikern entgegen und gibt auch sein Spermazentrum an ihn ab, bleibt aber in mehr oder minder großem Abstand von ihm getrennt liegen und behält die Form einer Spitzkugel lange Zeit bei, wenn er sich auch durch Aufnahme von Flüssigkeit etwas vergrößert. Währenddem wandelt sich der Eikern, wenn auch etwas verzögert, für sich allein zu einer Spindel mit deutlich ausgebildeten Polstrahlungen und mit normal geformten und gelagerten Chromosomen um (Fig. 334); diese spalten sich der Länge nach und rücken in zwei Gruppen auseinander, wobei der gequollene Samenfadenkopf immer noch abseits, gewöhnlich im Bereich einer Protoplasmastrahlung aufzufinden ist (Fig. 335).

Unter diesen Umständen fällt der Chromatinbestand der beiden Tochterzellen ungleich aus. Beide erhalten zwar je einen haploiden, bläschenförmigen Kern, der nur aus mütterlichem Chromatin zusammengesetzt ist (Fig. 336); aber in eine von ihnen ist noch der Samenkern mit seinem mehr oder minder entwicklungsunfähig gewordenen Radiumchromatin hineingeraten. Im weiteren Verlauf sind zwei Fälle möglich; entweder ist der Samenkern auf die Dauer entwicklungsunfähig geworden oder er ist nur geschädigt und kann sich später noch mit Teilchen von

Digitized by Google

Radiumchromatin an der Karyokinese des vom Eikern abstammenden haploiden Kerns der einen Tochterzelle beteiligen. Im ersten Fall muß die Entwicklung des Eies, trotzdem sie durch das Eindringen eines Samenfadens angeregt worden ist, als eine rein parthenogenetische bezeichnet werden. Im zweiten Fall entwickelt sich die eine Tochterzelle des Eies, die nur den Abkömmling des Eikerns besitzt, in normaler Weise, aber parthenogenetisch weiter; denn die Kerne aller von ihr abstammenden Embryonalzellen sind haploide, d. h. an Chromosomenzahl

Fig. 334. Fig. 335. Fig. 336.

Fig. 337.

Fig. 334—336. **Drei Seeigeleier, 1 Stunde nach der Befruchtung mit Samen, der 12 Stunden lang mit einem Mesothoriumpräparat, Stärke 55 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde.** Der Samenkern beteiligt sich nicht an der Mitose, sondern liegt als kompakte Masse in den Fig. 334 und 335 abseits von der Spindel im Berreich der einen Strahlung, in Fig. 336 neben den mütterlichen Chromosomen in der Mitte der Spindel. Die mütterlichen Chromosomen befinden sich in den Fig. 334 und 336 in der Aequatorialplatte, in Fig. 335 sind sie nach den beiden Spindelpolen auseinandergewichen. Nach GÜNTHER HERTWIG.

Fig. 337. **Ein Ei derselben Versuchsreihe, $1^1/_4$ Stunde nach der Befruchtung.** Der radiumbestrahlte Spermakern ist bei der Furchung nur in eine der beiden Blastomeren zu liegen gekommen. Nach GÜNTHER HERTWIG.

reduzierte, da ja eine Amphimixis mit dem Samenkern nicht stattgefunden hat. Die Entwicklung der anderen Tochterzellen aber beginnt unter dem Einfluß des Radiumchromatins eine pathologische zu werden, in ähnlicher Weise wie in Eiern, in denen sich der bestrahlte Samenkern zwar noch dem Eikern angelagert hat, sich auch durch Aufnahme von Flüssigkeit vergrößert, aber nicht mehr zur Bildung normaler, hakenförmig gekrümmter Chromosomen befähigt ist. Wenn daher der Eikern sich zur Spindel umwandelt, lassen sich die von ihm abstammenden fadenförmigen Chromosomen von dem in der Entwicklung zurückge-

Digitized by Google

bliebenen und aus Körnchen bestehenden Radiumchromatin leicht unterscheiden. Im weiteren Verlauf teilen sich dann auch allein die weiblichen Chromosomen in zwei Tochtergruppen, während das Radiumchromatin des Samenkerns zuweilen in einen längeren Stab ausgezogen noch isoliert zwischen ihnen liegt. In diesen Fällen, noch mehr aber, wenn es zu einer teilweisen Vermehrung des männlichen Radiumchromatins mit dem unbestrahlten Chromatin des Eikerns während der Spindelbildung kommt, entstehen die verschiedenartigsten, pathologischen, pluripolaren Kernteilungsfiguren, in denen normale Chromosomen mit kleineren und größeren Körnchen des Radiumchromatins vermischt sind. Auch scheint bei der Aneinanderlagerung beider Komponenten und noch mehr bei ihrer Vermischung das unbestrahlte Chromatin selbst zu leiden und an der Umwandlung in normale Chromatinfäden verhindert zu werden. Gewöhnlich kommt es hierbei nicht mehr zu einer Zweiteilung des Eies, sondern es treten die schon früher (p. 323) beschriebenen abnormen und vielgestaltigen Erscheinungen der Knospenfurchung auf.

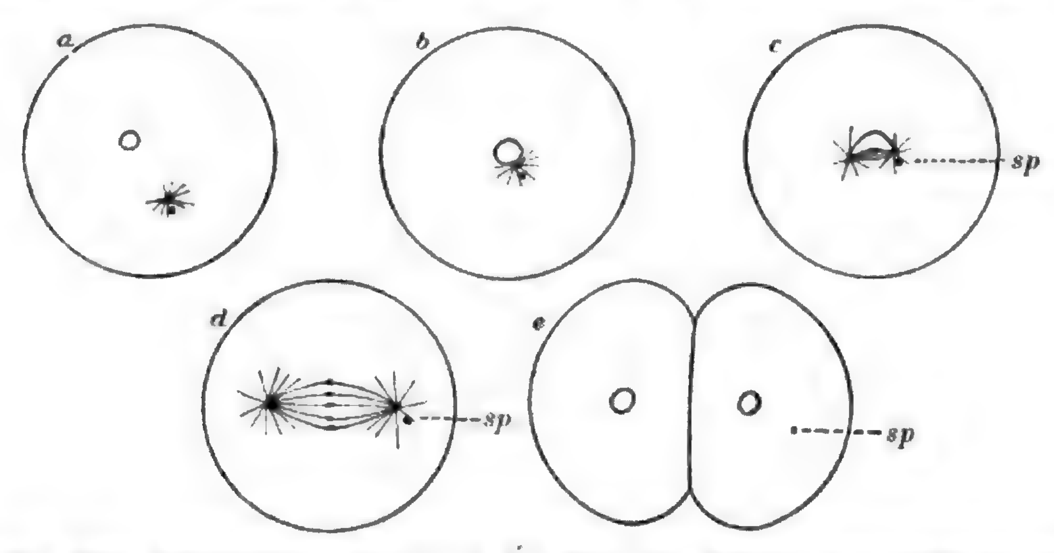


Fig. 338. **Entwicklungserregung des Eies von Echinus microtuberculatus durch Samen von Mytilus.** Schematische Darstellung nach KUPELWIESER. *sp* Spermakern.

Bei den Amphibien und Fischen tritt bei genügend intensiver Bestrahlung fast stets eine völlige Ausschaltung des Samenkerns ein, wie P. HERTWIG und OPPERMANN cytologisch nachgewiesen haben, so daß die Entwicklung allein vom haploiden Eikern geleitet wird und daher als eine parthenogenetische bezeichnet werden muß. Es gelingt so leicht, 100 Proz. der Eier zur Entwicklung anzuregen und aus ihnen haploidkernige Larven zu züchten, die allerdings als Folge ihrer auf die Hälfte herabgesetzten Kern- und Zellgrößen typischen Zwergenwuchs zeigen und nur eine beschränkte Lebensdauer besitzen. (Vergleiche p. 287.)

Zu identischen Resultaten führten die Experimente mit stamm- und artfremder Bastardierung, die von KUPELWIESER, LOEB, GODLEWSKI und G. HERTWIG vorgenommen wurden. Die drei erstgenannten Forscher benutzten zu ihren Versuchen Seeigeleier, die sie mit Sperma von Mollusken und Würmern besamten. Die genauere mikroskopische Untersuchung des konservierten und gefärbten Eimaterials durch KUPELWIESER ergab, daß sich das Spermazentrum des eingedrungenen stammfremden Samenfadens (Fig. 338 a und b) von seinem Kopfteil ablöst und durch Teilung die Zentralkörperchen der ersten Teilungsfigur liefert,

Digitized by Google

daß dagegen der Kopf des Samenfadens mit seinem Chromatin an der weiteren Entwicklung gar nicht teilnimmt. Wenn die Spindelbildung eintritt, so stammen ihre Chromosomen einzig und allein vom Eikern ab; es sind Seeigelchromosomen (Fig. 338 c und d). Der Samenkern (*sp*), welcher abseits von der Spindel liegen bleibt, wie die schematischen Figuren c und d lehren, verändert sich überhaupt nicht und kommt bei der Zweiteilung in eine der beiden Teilhälften zu liegen (Fig. 338 e). Das eingedrungene Mytilusspermatozoon ist für das Seeigelei nicht mehr als ein Fremdkörper; es ist unfähig, sich an einer Entwicklung in artfremder Umgebung überhaupt zu beteiligen, vergleichbar einer Algenzelle, die von einem Infusor gefressen und verdaut wird. Genau genommen handelt es sich bei der Besamung des Echinodermeneies mit Molluskensperma überhaupt nicht um eine wirkliche Bastardierung, um eine Amphimixis zweier Individuen verschiedener Art, sondern um eine eigentümliche Form von Parthenogenese. Wie das Seeigelei durch chemische, thermische, mechanische Mittel etc., so ist es in diesem Falle durch Zusatz stammfremder Samenfäden zur Entwicklung veranlaßt worden. Die Samenfäden wirken dann nur durch ihr Einbohren in das durch Hüllen ungeschützte Protoplasma und durch die Einführung eines Zentrosoms entwicklungserregend, ohne daß eine Amphimixis der mütterlichen und väterlichen Chromatinsubstanzen wie bei einer Befruchtung erfolgt.

Neuerdings hat G. Hertwig auch bei Kreuzungen verschiedener Arten bei Amphibien rein mütterlicher Larven mit haploidem, allein vom Eikern abstammenden Kernapparat erhalten, so bei den Kombinationen Bufo communis oder Bufo viridis ♀ × Hyla arb. ♂, Bufo com. ♀ × Pelobates fuscus ♂ und Rana esculenta ♀ × Bufo ♂. Wie bei stammfremden ist also auch bei gewissen artfremden Kreuzungen der Samenkern unfähig, sich in dem ihm fremden Eiplasma an der Entwicklung zu beteiligen. Doch sind dies immerhin Ausnahmen; bei den meisten Artkreuzungen nimmt der väterliche Kern an der Entwicklung teil. In diesen Fällen gelingt es aber, wie gleichfalls G. Hertwig gezeigt hat, durch eine vorausgehende Radiumbestrahlung oder durch Behandlung mit gewissen chemischen Stoffen, wie z. B. mit Methylenblau, den Spermakern so zu schädigen, daß er vermehrungsunfähig wird. Somit werden durch Kombination von Bastardierung und Samenbestrahlung ebenfalls parthenogenetische Larven gezüchtet (G. und P. Hertwig).

Nach einem ganz abweichenden Verfahren hat Herbst eine Trennung des mütterlichen und väterlichen Chromatins durch Kombination der künstlichen Parthenogenese mit der Kreuzbefruchtung hervorgerufen. Er hat zuerst Eier von Sphaerechinus nach der Methode von Loeb zur künstlichen Parthenogenese angeregt und einige Zeit später, wenn am Eikern schon deutliche Anzeigen des Beginns der Karyokinese zu bemerken waren, mit Samen von Strongylocentrotus befruchtet. Unter diesen Verhältnissen ließ sich oft ein deutliches Nachhinken des väterlichen Chromatins hinter den karyokinetischen Veränderungen des weiblichen Chromatins feststellen, wie aus den Figuren 339 und 340 sofort zu ersehen ist. In Fig. 339 haben sich die mütterlichen Chromosomen schon der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen nach den Polen der Spindel auseinandergewichen, während die Chromosomengruppe väterlicher Herkunft noch ungeteilt auf einer Seite in der Mitte der Spindel zu sehen ist. In Fig. 340 sind der Spindel nur mütterliche Chromosomen aufgelagert, der Spermakern dagegen ist noch in

Digitized by Google

der mitotischen Umbildung weit zurück und ist als Bläschen in der Nähe eines Spindelpols in der Mitte der Protoplasmastrahlung anzutreffen.

Bei den Versuchen über künstliche Parthenogenese sind noch drei Punkte zu beachten. Einmal ist das Ei in gewissen Phasen seiner Entwicklung mehr als gewöhnlich zur Parthenogenese disponiert. DELAGE bezeichnet es als das kritische Stadium und findet ein solches für die Seesterneier in der Zeit, wo das Keimbläschen sich auflöst und wo die erste Polzelle gebildet wird. Nach der Bildung der zweiten Polzelle und dem Auftauchen des Eikerns ist künstliche Parthenogenese sehr viel schwieriger hervorzurufen.

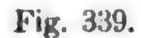


Fig. 339. Fig. 340.

Fig. 339. **Kombination der künstlichen Parthenogenese mit Bastardierung.** Nach HERBST. Sphaerechinus ♀. Strongylocentrotus ♂.

Fig. 340. **Kombination der künstlichen Parthenogenese mit Bastardierung.** Nach HERBST. Nur der Eikern von Sphaerechinus ♀ hat sich zur Spindel umgewandelt, während der Samenkern von Strongylocentrotus ♂ noch als bläschenförmiger Kern am Ende der Spindel liegt.

Zweitens ist im Auge zu behalten, daß zwar in einigen Fällen Seeigel- und Seesterneier sich parthenogenetisch bis zum Pluteus und zur Bipinnaria und Chaetopteruseier bis zur Trochophora haben züchten lassen; bei den meisten Versuchen aber kommt die Entwicklung schon nach den ersten Teilungen oder auf dem Keimblasenstadium zum Stillstand. Das Ei stirbt dann ab oder zerfällt. Daraus geht hervor, daß die Eingriffe zwar einen Entwicklungsreiz abgegeben, dabei aber die ganze Konstitution des Eies geschädigt und zerstört haben. Auch sonst erweist sich die experimentelle Parthenogenese in ihrem ganzen Verlauf häufig als eine pathologische. Nicht nur entstehen, wie schon erwähnt, in manchen Fällen aus einem Echinodermen- und Chaetopterusei 2—6 flimmernde Blastulae, die später zerfallen, sondern der Teilungsprozeß ist schon von Anfang an nicht der normale. So tauchen im Protoplasma, wie R. HERTWIG, MORGAN und WILSON eingehend untersucht haben,

viele Strahlensysteme unter Neubildung von Zentrosomen (Wilson) auf. Die karyokinetischen Figuren fallen vielfach abnorm aus (R. Hertwig, Wassilieff, Kostanecki). Fächerkerne, unipolare Mitosen, unregelmäßige Verteilungen der Chromosomen werden beobachtet. Bei Asterias treten in manchen Fällen viele Kerne im Ei auf, ohne daß es eine Zeitlang in Zellen zerlegt wird. Erst später stellt sich Knospenfurchung oder eine Fragmentation ein, durch welche das Ei in kleinere Stücke zerfällt und schließlich noch in eine Blastula umgewandelt wird. Wie Delage hervorhebt, lassen sich in diesen Vorgängen unzählige Variationen beobachten. Daß man es hier zum Teil mit pathologischen Erscheinungen, die durch die angewandten Reize hervorgerufen sind, zu tun hat, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Auch in dieser Beziehung ergeben sich Vergleichspunkte zu den Zellwucherungen, die sich durch Reizzustände in Geweben hervorrufen lassen, und auf welche schon oben hingewiesen wurde.

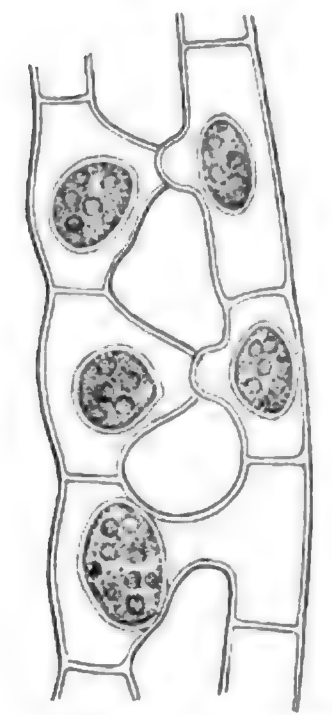


Fig. 341. **Spirogyra varians. Parthenosporenbildung.** Die Alge war nach Beginn der Kopulation in 1-proz. Nährlösung übertragen worden. Unten eine Zygote, in der Mitte und oben je zwei Parthenosporen. Nach Klebs 1896.

Drittens verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, daß, wenn bei ganz reifen Eiern, welche die zwei Polzellen schon abgeschnürt haben, künstliche Parthenogenese eintritt, die sich teilenden Kerne nur die halbe Chromatinmenge und die halbe Chromosomenzahl eines Normalkerns besitzen, also haploid sind. Eine Vermehrung der Chromatinsubstanz bis zur Norm tritt spontan nicht ein, wie früher behauptet wurde. Für das parthenogenetisch sich entwickelnde Seeigelei hat Wilson diesen Punkt durch Zählungen besonders festgestellt. Er fand in den Kernspindeln sich furchender Embryonalzellen nur 18 anstatt der normalen 36 Chromosomen (siehe Tabelle auf p. 220). Genau dieselbe Sachlage werden wir auch noch bei der Merogonie kennen lernen, bei welcher die vom Samenkern abstammenden Kerngenerationen ebenfalls nur die halbe Chromosomenzahl haben.

Aus den mitgeteilten Untersuchungen geht klar hervor, daß sich bei der künstlichen Parthenogenese ebenso wie bei der natürlichen eine somatische und eine generative Form unterscheiden läßt. Jene ist leichter, diese schwerer durch experimentellen Eingriff herzustellen. Im Pflanzenreich ist Parthenogenese durch experimentelle Eingriffe bisher nur in wenigen Fällen — bei Konjugaten und Desmidiaceen — durch Klebs hervorgerufen worden. Für den Erfolg ist die richtige Wahl des geeigneten Zeitpunktes beim Eingriff entscheidend. Bei Spirogyra muß man den Moment wählen, in welchem die Zellen in der Vorbereitung zur Kopulation begriffen sind und sich eben untereinander durch Querfortsätze verbunden haben (Fig. 341). Wenn jetzt die Fäden in schwach wasserentziehende und zugleich unschädliche Lösungen von Salzen oder Rohrzucker gebracht werden, so wird die Konjugation verhindert. Anstatt zu verschmelzen, runden sich die einander entgegen wandernden Zellen zur Kugel ab, umgeben sich mit einer derben Membran und

Digitized by Google

werden zu Dauersporen (Parthenosporen), „die in Bau und in der Keimfähigkeit vollkommen den Zygoten entsprechen und sich von diesen nur durch geringe Größe, auch wohl durch etwas geringere Widerstandsfähigkeit und späteren Eintritt der Keimung unterscheiden". — Entsprechende Parthenosporen erhielt KLEBS, als er am Beginn der Kopulation stehende Exemplare von der Desmidiacee Cosmarium in 5-proz. Rohrzuckerlösung brachte. Jeder der Paarlinge kam noch vor Eintritt der Verschmelzung für sich zur Ruhe und bildete sich zu einer Parthenospore um, die in ihrer mit Stacheln versehenen Umhüllung und auch sonst in allem, abgesehen von ihrer geringeren Größe, einer Zygote glich.

c) Die Apogamie.

An die Parthenogenese lassen sich noch die ihr sehr nahe stehenden Erscheinungen anschließen, welche DE BARY (XII 1878) unter dem Namen **Apogamie** zusammengefaßt hat.

Als Beispiel hierfür sei auf einige, bei Farnkräutern gemachte Beobachtungen hingewiesen. Normalerweise findet bei den Farnen bekanntlich eine Entwicklung mit Generationswechsel statt. Aus vegetativen Fortpflanzungszellen, den Sporen, keimen kleinste Pflänzchen, die Prothallien hervor, die bestimmt sind, männliche und weibliche Geschlechtsorgane und aus diesen Eier zu bilden. Wenn die Eier befruchtet werden, liefern sie wieder ein auf vegetativem Wege sich fortpflanzendes Farnkraut. Bei einigen Arten aber, wie bei Pteris cretica und Aspidium filix mas cristatum und falcatum ist der sonst so konstante Generationswechsel durchbrochen. Entweder erzeugen die Prothallien dieser drei Arten überhaupt keine Geschlechtsorgane oder nur solche, die nicht mehr in Funktion treten, also rudimentär geworden sind; dagegen entsteht aus jedem Prothallium durch vegetative Sprossung ein neues Farnkraut.

Da es sich bei den drei Farnarten um Kulturpflanzen handelt, so liegt die Vermutung nahe, daß die Entwicklung befruchtungsbedürftiger Zellen durch die überreiche Ernährung unterdrückt und die vegetative Vermehrung begünstigt worden ist.

B. Die Merogonie.

Die künstliche Parthenogenese der Eizelle findet eine interessante Ergänzung durch Experimente, die mit Samenzellen angestellt worden sind. Wie die Eier mancher Tier- und Pflanzenarten sich ohne Befruchtung, entweder auf natürlichem Wege oder durch bestimmte Eingriffe veranlaßt, entwickeln können (natürliche und künstliche Parthenogenese), so kann auch ein Samenfaden, der als Träger der Anlagesubstanz (Idioplasma) dem Ei gleichwertig oder äquivalent ist, für sich allein, ohne sich mit dem Eikern verbunden zu haben, künstlich zur Entwicklung gebracht werden und einem Organismus seiner Art den Ursprung geben, wie durch Experimente von O. und R. HERTWIG (VIII 1887) zum ersten Male nachgewiesen worden ist. Nur eine Bedingung muß hierbei auf experimentellem Weg erfüllt werden. Da der Samenfaden eine Zelle von größter Kleinheit ist und nur einen minimalen Gehalt von Protoplasma besitzt, so muß ihm das, was ihm für den Entwicklungsprozeß fehlt, eine genügende Menge von entsprechendem, artgleichem Protoplasma zugeführt werden. Dies geschieht bei der sogenannten Merogonie.

Unter Merogonie (DELAGE) versteht man die Entwicklung kernlos gemachter Eifragmente, die durch das Eindringen eines Samenfadens

Digitized by Google

einen neuen Kern, allerdings jetzt einen Samenkern, erhalten haben. Bei Seeigeleiern haben O. und R. HERTWIG (VIII 1887) die Merogonie in folgender Weise festgestellt. Durch kräftiges Schütteln in einem Reagensröhrchen mit Seewasser zerlegten sie reife Seeigeleier, die nur von einer dünnen Gallerthülle umgeben sind, in mehrere kleinere und größere Stücke, von denen die meisten kernlos geworden sind. Wenn man feinste Glassplitterchen vor dem Schütteln dem Meerwasser zusetzt, kann man die Zerlegung der Eier noch beschleunigen und durch minder kräftiges Schütteln erreichen. Die Fragmente beginnen sich, auch wenn sie keinen Kern mehr enthalten, abzurunden und während längerer Zeit ihre Lebensfähigkeit zu bewahren. Sie lassen sich daher bei Zusatz von Samen befruchten. Hierbei konnte regelmäßig festgestellt werden, daß der Samenkern oder, was noch häufiger der Fall war, die in Mehrzahl eingedrungenen Samenkerne (Polyspermie) sich zu kleinen, typisch gebauten Kernspindeln mit zwei Strahlungen an ihren Polen umwandelten. Die Anzahl ihrer Chromosomen, welche MORGAN durch Zählen festgestellt hat, beträgt nur die Hälfte der Zahl eines Normalkerns, ist also, wie ja auch kaum anders zu erwarten war, reduziert. Indem hierauf der Samenkern sich in Tochterkerne teilt, die sich ihrerseits wieder durch indirekte Teilung vermehren, zerfällt das Eifragment, das man in einem Uhrschälchen isolieren und getrennt weiterzüchten kann, in einen Haufen von vielen kleinen Embryonalzellen.

BOVERI (XII 1889) hat diese Entdeckung noch weiter verfolgt und ist, indem er Teilstücke isoliert kultivierte, zu dem wichtigen Ergebnis gelangt, daß sich aus einem größeren, kernlosen, einfach befruchteten Eifragment sogar eine normale, nur entsprechend kleinere Larve züchten läßt.

Daß Samenkerne auch ohne Verschmelzung mit dem Eikern Teilfähigkeit besitzen, geht übrigens auch schon aus dem Studium der Polyspermie hervor. Denn wenn viele Samenfäden in ein pathologisch verändertes Ei eindringen, so sind es gewöhnlich nur ein oder zwei, welche sich mit dem Eikern verbinden, die anderen bleiben isoliert im Dotter und beginnen nach einiger Zeit, wie O. und R. HERTWIG gezeigt haben, sich in Spermaspindeln umzuwandeln; diese wieder können sich in Tochterkerne teilen, was schließlich zur Folge hat, daß das von vielen Kernen durchsetzte Ei unter dem Bilde der Knospenfurchung gleichzeitig in viele ungleich große Stücke in unregelmäßiger Weise zerschnürt wird.

Die Erscheinungen der Merogonie sind auch von anderen Forschern bestätigt und weiter untersucht worden, von MORGAN, ZIEGLER und DELAGE, von welchem der Name Merogonie herrührt. Die am meisten für solche Experimente geeigneten und benutzten Objekte sind Echinodermeneier; doch wurde das Studium der Merogonie auch auf andere Tierarten ausgedehnt, so von DELAGE auf je einen Repräsentanten der Anneliden und Mollusken.

Mit einer ganz anders gearteten Methode sind neuerdings auch bei Eiern von Wirbeltieren die gleichen Endresultate erzielt worden. Durch Radiumbestrahlung unbefruchteter Eier gelingt es, den Eikern so schwer zu schädigen, daß er völlig vermehrungsunfähig wird (vgl. Kap. XIII). Trotzdem lassen sich die auf diese Weise entkernten Eier oft noch monosperm besamen. Mittels der Radiumbestrahlung hat G. HERTWIG merogone Froschlarven, P. HERTWIG merogone Tritonlarven züchten können, deren Kernapparat allein vom Samenkern abstammte, und die ein Alter von mehreren Wochen erreichten.

Winkler hat auch die Frage geprüft, ob Bruchstücke, die von schon befruchteten Eiern abgesprengt werden, sich noch einmal befruchten lassen, und ist zu dem Resultat gekommen, daß dies nur bis zum Beginn der ersten Teilung möglich ist. „Sowie dagegen die erste Furchung vollzogen wird, wird das anders. Von den ersten (oder späteren) Blastomeren abgetrennte Plasmastücke ohne Kern ergaben bei erneutem Spermazusatz, so oft der Versuch wiederholt wurde, niemals irgendeine Entwicklung, obwohl in einigen Fällen mit Sicherheit konstatiert werden konnte, daß ein Spermatozoon eingedrungen war." Hieraus folgert Winkler, daß zwischen dem Protoplasma des Eies vor der ersten Teilung und dem der Furchungszellen tiefgreifende Verschiedenheiten existieren. Schon früher hatte Delage gefunden, was auch von Winkler bestätigt wird, daß kernlose Fragmente von unreifen Seeigeleiern, die noch das Keimbläschen besitzen, sich nicht befruchten lassen.

Auch an geeigneten pflanzlichen Objekten läßt sich Merogonie hervorrufen. Als ein solches hat Winkler (XII 1901) eine Fucacee, Cystosira barbata, empfohlen. Er zerlegte nach einer besonders von ihm angegebenen Methode das Ei beim Entleeren aus der Hülle des Oogoniums in einen kernhaltigen und einen kernlosen Teil und setzte sofort Wasser mit Spermatozoen hinzu. In mehreren Versuchen ließen sich aus beiden Stücken Keimlinge züchten; konstant entwickelte sich von diesen das Stück mit dem befruchteten Eikern rascher, als das andere, das nur den eingedrungenen Samenkern enthielt.

2. Die sexuelle Affinität.

Unter sexueller Affinität verstehe ich Wechselwirkungen, welche befruchtungsbedürftige Zellen verwandter Art aufeinander ausüben in der Weise, daß sie, in bestimmte Nähe zueinander gebracht, sich verbinden und in eins verschmelzen, gleichsam wie zwei chemische Körper, zwischen denen nicht gesättigte, chemische Affinitäten bestehen. Wenn beide Geschlechtszellen beweglich sind, so stürzen beide aufeinander zu; wenn die eine Zelle als Ei unbeweglich geworden ist, so wird die wechselseitige Anziehung sich in der Bewegungsrichtung des Samenfadens besonders bemerkbar machen. Aber auch nach der Verschmelzung der beiden Zellen wirkt die sexuelle Affinität noch weiter und äußert sich sowohl in der Anziehung, welche Ei- und Samenkern aufeinander ausüben und zu den früher beschriebenen Aneinanderlagerungen und Verschmelzungen führen, als auch später in der mehr oder minder gedeihlichen Entwicklung des Zeugungsproduktes.

Es bleibt nun zweierlei in diesem Abschnitt an Beispielen zu beweisen, erstens, daß zwischen befruchtungsbedürftigen Zellen überhaupt Wechselwirkungen stattfinden, welche mit dem Namen „sexuelle Affinität" bezeichnet werden können, und zweitens, daß diese Affinität nur zwischen Zellen bestimmter Art in Wirksamkeit tritt, woran sich die Frage schließt, welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sein müssen.

a) Die sexuelle Affinität im allgemeinen.

Daß Geschlechtszellen auf eine gewisse Entfernung hin eine deutlich nachweisbare, eigenartige Einwirkung aufeinander ausüben, geht aus einigen Mitteilungen zuverlässiger Beobachter hervor. Ich beschränke

Digitized by Google

mich auf einige besonders lehrreiche Fälle, welche von FALKENBERG, DE BARY, ENGELMANN, JURANYI, FOL beschrieben worden sind.

FALKENBERG (XI 1879) hat den Befruchtungsvorgang an einer niederen Algengattung, Cutleria, verfolgt. Zu empfängnisfähigen, zur Ruhe gekommenen Eiern von Cutleria adspersa setzte er lebhaft schwärmende Samenfäden von der nahe verwandten und äußerlich nur durch geringe Differenzen unterscheidbaren Cutleria multifida hinzu. „In solchen Fällen sah man die Spermatozoiden unter dem Mikroskop ziellos umherirren und endlich absterben, ohne an den Eiern der verwandten Algenspecies den Befruchtungsakt vollzogen zu haben. Freilich blieben einzelne Spermatozoiden, welche zufällig auf die ruhenden Eier stießen, momentan an diesen hängen, aber nur, um sich eben so schnell wieder von ihnen loszureißen. Ganz anders aber wurde das Bild unter dem Mikroskop, sobald man auf derartigen Präparaten den Spermatozoiden auch nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei der gleichen Species hinzusetzte. Wenige Augenblicke genügten, um sämtliche Spermatozoiden von allen Seiten her um das eine Ei zu versammeln, selbst wenn dasselbe mehrere Zentimeter von der Hauptmasse der Spermatozoiden entfernt lag.“ Dabei überwanden sie selbst die Kraft, welche sie sonst dem einfallenden Licht entgegenführt, und wurden befähigt, die dem Lichteinfall entgegengesetzte Richtung einzuschlagen.

FALKENBERG zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß die Anziehungskraft zwischen den Eiern und Spermatozoiden von Cutleria sich auf verhältnismäßig bedeutende Distanzen geltend macht und in ihnen selbst ihren Sitz haben muß, daß auf der anderen Seite aber diese Anziehungskraft nur zwischen den Geschlechtszellen derselben Species existiert.

Bei Untersuchung der geschlechtlichen Fortpflanzung von Peronosporeen hat DE BARY (XII 1881) beobachtet, daß in durcheinander gewachsenen Thallusfäden sich zunächst die Oogonien anlegen. Etwas später entstehen die Antheridien, aber stets nur in unmittelbarer Nachbarschaft der Eizellen, und zwar sehr häufig aus Thallusfäden, die mit dem Faden, aus dem das Oogonium abstammt, selbst keinen Zusammenhang haben. DE BARY schließt hieraus, daß vom Oogonium auf eine geringe Distanz eine Wirkung ausgehen müsse, durch welche der Thallusfaden zur Bildung eines Antheridiums veranlaßt werde. Besonders aber erblickt er eine Fernwirkung darin, daß der das Antheridium liefernde Schlauch bei seiner Annäherung an das Oogonium von seiner Wachstumsrichtung abgelenkt wird, sich mit seinem Ende ihm zuneigt und sich ihm dann dicht anlegt. DE BARY schätzt die Distanz, in welcher das Oogonium ablenkend wirkt, auf ungefähr die Größe des Oogoniumdurchmessers und bemerkt dazu: „Die beschriebene Ablenkung der Nebenäste läßt sich auf keine andere als in den besonderen Eigenschaften des Oogonismus selbst gelegene Ursache zurückführen.“

Nicht minder interessant und bemerkenswert sind die Angaben, die ENGELMANN (XI 1875) über die Konjugation von Vorticella microstoma gemacht hat. Bei dieser Art bilden sich durch Knospung (siehe p. 254) kleine, männliche Schwärmzellen, die dann wie Samenfäden die großen weiblichen Individuen befruchten (p. 340). In vier Versuchen glückte es ENGELMANN, die Knospe nach ihrer Abtrennung von der Mutterzelle zu verfolgen, bis sie sich mit einem anderen Individuum verbunden hatte.

„Anfangs schwärmte die Knospe“, so lautet die Darstellung von ENGELMANN, „mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit (etwa 0,6—1 mm

in der Sekunde) und immer um ihre Längsachse rotierend, meist in ziemlich gerader Richtung durch den Tropfen. Dies dauerte 5—10 Minuten oder noch länger, ohne daß etwas besonderes geschehen wäre. Dann änderte sich plötzlich die Szene. Zufällig in die Nähe einer festsitzenden Vorticelle geraten, änderte die Knospe, zuweilen wie mit einem Ruck, ihre Richtung und nahte nun, tanzend wie ein Schmetterling, der um eine Blume spielt, der Vorticelle, glitt wie tastend und dabei immer um die eigene Längsachse rotierend auf ihr hin und her. Nachdem dies Spiel minutenlang gedauert hatte, auch wohl nacheinander bei verschiedenen festsitzenden Individuen wiederholt worden war, setzte sich die Knospe endlich fest, und zwar meist am aboralen Ende, nahe dem Stiel. Nach wenigen Minuten war die Verschmelzung schon merkbar im Gange."

„Ein in physiologischer und speziell psychophysiologischer Beziehung noch merkwürdigeres Schauspiel", bemerkt ENGELMANN im Anschluß an die oben gegebene Schilderung, „beobachtete ich ein anderes Mal. Eine freischwärmende Knospe kreuzte die Bahn einer mit großer Geschwindigkeit durch den Tropfen jagenden, großen Vorticelle, die auf die gewöhnliche Weise ihren Stiel verlassen hatte. Im Augenblicke der Begegnung — Berührung fand inzwischen durchaus nicht statt — änderte die Knospe plötzlich ihre Richtung und folgte der Vorticelle mit sehr großer Geschwindigkeit. Es entwickelte sich eine förmliche Jagd, die etwa 5 Sekunden dauerte. Die Knospe blieb während dieser Zeit nur etwa $^{1}/_{15}$ mm hinter der Vorticelle, holte sie jedoch nicht ein, sondern verlor sie, als dieselbe eine plötzliche Seitenschwenkung machte. Hierauf setzte die Knospe mit der anfänglichen, geringeren Geschwindigkeit ihren eigenen Weg fort." Ueberhaupt stellt das Studium der Lebenserscheinungen der Infusorien und vieler einzelliger Organismen über allen Zweifel sicher, daß zwischen zwei Zellen Einwirkungen, die zu ihrer Vereinigung führen, stattfinden müssen. Denn wie sollte man sonst die periodisch eintretenden, schon früher besprochenen paarweisen Vereinigungen von Infusorien erklären, die zu den merkwürdigen Konjugationsepidemien führen, oder das Verhalten der Acetabulariaschwärmer, das auf p. 385 beschrieben werden wird?

Eine Einwirkung auf Distanz ist auch bei den Tieren durch FOL (VIII 1877), und zwar an Seesterneiern beobachtet worden. Dieselben sind von einer dünnen Gallerthülle umgeben. Sowie nun Samenfäden derselben Art sich der Oberfläche der Gallerte nähern, übt der am weitesten vorgedrungene eine deutlich wahrnehmbare Einwirkung auf das Protoplasma aus (Fig. 270 A). Seine hyaline Rindenschicht erhebt sich als ein kleiner Fortsatz und streckt sich als Empfängnishügel (cône d'attraction) dem Samenfaden entgegen. Bald ist er zart und in Form einer Nadel oder einer Zunge ausgezogen, bald ist er breit und kurz. Wenn die Berührung mit dem Samenfaden hergestellt ist, wird der Empfängnishügel eingezogen.

FOL hält die Beobachtung für ganz sicher und bemerkt zu ihr: „Wenn die Tatsache selbst, daß der Samenfaden auf den Dotter, von welchem er noch durch einen relativ beträchtlichen Zwischenraum getrennt ist, eine Wirkung ausübt, unbestritten ist, so ist doch der Mechanismus dieser Fernwirkung (Action à distance) nichts weniger als klar."

Ich beschränke mich auf die gemachten Beobachtungen, deren Zahl sich leicht vermehren ließe, und füge noch folgende Worte des Botanikers SACHS (I 1882) hinzu:

„Zu den überraschendsten Tatsachen im Bereiche der Befruchtungsvorgänge gehört die Fernwirkung oder gegenseitige Anziehung der beiden Sexualzellen aufeinander. Ich wähle diesen Ausdruck für die näher zu beschreibenden Tatsachen, weil er kurz ist und den Sachverhalt wenigstens bildlich klar bezeichnet; mit den Worten der Fernwirkung und Anziehung soll aber zunächst nicht gerade der in der Physik damit verbundene Sinn verstanden sein.“ „In den zahlreichen Beschreibungen, welche die Beobachter von dem Verhalten der Samenfäden in der Nähe der Eizelle, der schwärmenden Gameten und der Antheridien in der Nachbarschaft der Oogonien geben, begegnet man ausnahmslos den bestimmtesten Ausdrücken dafür, daß irgendeine gewisse Einwirkung der Sexualzellen auf eine gewisse Entfernung hin sich geltend macht, und zwar immer in dem Sinne, daß dadurch die Vereinigung beider herbeigeführt oder begünstigt wird. Dieser Vorgang ist um so merkwürdiger, als unmittelbar nach stattgehabter Befruchtung diese gegenseitige Anziehung verschwunden ist.“

Man wird sich naturgemäß die Frage vorlegen, welche Art von Kräften denn bei den geschilderten Erscheinungen zur Erklärung dienen kann. PFEFFER hat auf Grund der früher besprochenen Experimente (p. 180) die Ansicht ausgesprochen, daß bei den von ihm geprüften Objekten die Samenfäden durch chemische Substanzen, welche die Eizelle ausscheidet, zu dieser hingelockt werden. Man muß sich hüten, diesen Beobachtungen eine zu weittragende Bedeutung beizulegen, was der Fall sein würde, wenn man mit ihnen die Vereinigung zweier Geschlechtszellen glaubte erklären zu können. Nach meiner Ansicht können die chemischen Substanzen, welche von den Eizellen ausgeschieden werden, nur untergeordnete Hilfsmittel bei der Befruchtung sein, welche etwa eine ähnliche Rolle spielen, wie die Schleim- und Gallerthüllen mancher Eier, durch welche die Samenfäden festgehalten werden. Dagegen können sie zur Erklärung der unmittelbaren Vereinigung der Geschlechtszellen selbst, also zur Erklärung des eigentlichen Befruchtungsvorgangs, nichts beitragen. Es geht dies schon aus einer einfachen Erwägung hervor. Nach den Untersuchungen von PFEFFER wird Aepfelsäure von den Archegonien der verschiedensten Farne ausgeschieden. Trotzdem verschmelzen nur die Samenfäden derselben Art mit der Eizelle, während Samenfäden einer anderen Art gewöhnlich die Befruchtung nicht ausführen können. Hier liegen demnach Beziehungen der Geschlechtsprodukte zueinander vor, welche sich nicht durch Reizwirkung ausgeschiedener chemischer Stoffe erklären lassen. Dasselbe gilt von der Vereinigung schwärmender Gameten, von der Bildung des Empfängnishügels tierischer Eier, von dem Entgegenwandern des Ei- und Samenkerns.

NÄGELI (I 1884) spricht die Vermutung aus, daß der geschlechtlichen Anziehung elektrische Kräfte zugrunde liegen möchten, was mir schon eine weiter reichende Erklärung zu sein scheint. Solange aber ein Beweis dafür nicht erbracht ist, wird es richtiger sein, die geschlechtlichen Erscheinungen allgemein auf die Wechselwirkungen zweier etwas verschiedenartig organisierter Protoplasmakörper zurückzuführen und diese Wechselwirkungen als sexuelle Affinität zu bezeichnen. Wir müssen uns noch mit einem solchen allgemeinen Ausdruck bescheiden, da wir die in Wirkung tretenden Kräfte nicht genauer analysieren können. Vermutlich handelt es sich hier nicht um eine einfache, sondern um eine sehr zusammengesetzte Erscheinung.

Digitized by Google

Unsere eben begründete Annahme steht in keinem Widerspruch zu der im XI. Kapitel festgestellten morphologischen Gleichartigkeit oder Isogamie der miteinander kopulierenden Geschlechtszellen bei vielen niederen Organismen, aber auch ebensowenig mit unserer Hypothese, die durch Vergleichung der geschlechtlichen Fortpflanzungsverhältnisse im ganzen Organismenreich gewonnen wurde, daß die oft hochgradig verschiedenen Ei- und Samenzellen bei Pflanzen und Tieren aus ursprünglich morphologisch nicht unterscheidbaren Fortpflanzungszellen durch Differenzierung nach entgegengesetzten Richtungen entstanden sind. Vielmehr schließt in unseren Augen eine morphologische Gleichartigkeit eine physiologische sexuelle Verschiedenheit zwischen ihnen nicht aus, mag diese nun entweder auf einer ultramikroskopischen, für uns nicht wahrnehmbaren Elementarstruktur beruhen oder sonstwie chemisch-physikalisch zu erklären sein. In ähnlichem Sinne haben sich auch andere Forscher [Blakesle (XII 1904, 1906), Burgeff (XII 1915), Hartmann (XI 1918), Kniep (XII 1919) u. a.] ausgesprochen und ihrer Ansicht auf experimentellem Wege eine sicherere Grundlage zu geben versucht. Kniep faßt seine Experimente über die Brandsporen von Ustilago violacea in die Worte zusammen: „Bei der Keimung der Brandsporen entstehen aus dem Promycel zwei äußerlich gleiche, innerlich (physiologisch) aber verschiedene Sorten von Sporidien. Kopulation tritt nur ein, wenn diese beiden Sorten zusammenkommen. Die Nachkommen eines Einzelsporidiums kopulieren nicht miteinander. Der Pilz ist in morphologischem Sinne isogam, in physiologischem heterogam. Da die physiologische Geschlechtsdifferenzierung schon gleich nach der Keimung nachweisbar ist, so folgt mit größter Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der Reduktionsteilung zustande kommt. Wir dürfen annehmen, daß die beiden Sporidiensorten zwei verschiedene Gene enthalten, die bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt werden.“

Noch bestimmter erklärt Hartmann (XI 1918): „Die gesamten vorliegenden Erfahrungen zwingen heute schon bei morphologischer Isogamie zur Annahme einer physiologischen sexuellen Verschiedenheit der Gameten, bzw. der Gametenkerne, die mithin einen wesentlichen Zug der Befruchtungsvorgänge ausmacht.“ Er stützt sich hierbei außer auf eigene auch noch auf die wichtigen experimentellen Untersuchungen von Blakesle und Burgeff an Mucorineen, deren äußerlich isogame Sporen nur bei innerlich verschiedener Konstitution miteinander kopulieren, und er läßt ebenfalls die Geschlechtstrennung durch Reduktionsteilung der diploiden, geschlechtlich indifferenten Kerne des Ursporangiums zustande kommen, so daß die aus ihm entstehenden haploiden Mycelien und Sporangien entweder männlich oder weiblich sind.

Es wird uns dies noch klarer werden, wenn wir jetzt den zweiten Punkt untersuchen: Welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sind, zwischen denen eine sexuelle Affinität besteht.

b) Die sexuelle Affinität im einzelnen und ihre verschiedenen Abstufungen.

Die Möglichkeit und der Erfolg einer Befruchtung wird wesentlich mitbestimmt von dem Verwandtschaftsgrad, in welchem die Geschlechtszellen zueinander stehen. Da aber der Verwandtschaftsgrad auch der Ausdruck für eine größere oder geringere Aehnlichkeit in ihrer Organisation ist, so würden damit

Digitized by Google

Unterschiede in der Organisation das Ausschlaggebende sein.

Die Verwandschaftsgrade zwischen zwei Zellen können außerordentlich abgestufte sein. Die Verwandtschaft ist am engsten, wenn die beiden für Befruchtung bestimmten Zellen unmittelbar von ein und derselben Mutterzelle abstammen; sie wird eine entferntere, wenn aus der Mutterzelle viele Zellgenerationen hervorgegangen sind, von deren Endprodukten erst Geschlechtszellen erzeugt werden. Auch hier sind wieder Unterscheidungen näherer und entfernterer Verwandtschaft möglich. Wenn wir als Beispiel eine höhere Blütenpflanze wählen, so können die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von ein und demselben Geschlechtsapparat, also von einer Blüte, oder von verschiedenen Blüten desselben Sprosses oder endlich verschiedener Sprosse abstammen, womit drei verschiedene Verwandtschaftsgrade gegeben sind. Bei zwitterigen Tieren können sie ein und demselben Individuum angehören, bei Tierstöcken entweder demselben Individuum oder verschiedenen Individuen desselben Stockes.

Noch mehr erweitert sich der Grad der Verwandtschaft, wenn die Geschlechtsprodukte von zwei verschiedenen Individuen ein und derselben Art abstammen. Auch in diesem Falle ergeben sich wieder viele Verwandtschaftsgrade, je nachdem die beiden erzeugenden Individuen Abkömmlinge eines gemeinsamen Elternpaares sind oder in entfernterer, noch nachweisbarer oder überhaupt in keiner mehr erkennbaren Blutsverwandtschaft zueinander stehen. Daran schließen sich die Verbindungen der Geschlechtsprodukte zweier Eltern, die sich in ihrer Organisation so weit voneinander unterscheiden, daß sie entweder als Varietäten und Rassen einer Art oder als Angehörige verschiedener Arten oder gar verschiedener Gattungen vom Systematiker bezeichnet werden.

Die zahllosen Möglichkeiten, welche uns die sexuelle Affinität in den eben aufgestellten Reihen darbietet, ordnet man gewöhnlich in drei Gruppen zusammen, indem man 1) von Selbstbefruchtung und Inzucht, 2) von Normalbefruchtung, und 3) von Bastardbefruchtung redet. Meist ist aber viel Willkür mit der Art und Weise verbunden, wie man die einzelnen Fälle unter die drei Gruppen unterordnet. Denn es fehlt an einem Maß, nach welchem man in einer für das ganze Organismenreich gültigen Weise das Verwandtschaftsverhältnis der Geschlechtszellen bestimmen könnte.

Ein Ueberblick über das Tatsachenmaterial wird uns lehren, daß sowohl zu nahe als auch zu ferne Verwandschaft der Fortpflanzungszellen — wobei ich den Ausdruck Verwandtschaft im weitesten Sinne fasse — die geschlechtliche Affinität entweder beeinträchtigt oder ganz aufhebt. Daher bewegt sich im allgemeinen die Möglichkeit der Befruchtung auf einem mittleren Gebiet, das für einzelne Arten bald weiter, bald enger ist.

Auch hier wird sich zeigen, daß äußere Einwirkungen die geschlechtliche Affinität umzustimmen imstande sind. Wir besprechen zuerst die Selbstbefruchtung, dann die Bastardbefruchtung, zuletzt die Beeinflussung derselben durch äußere Eingriffe.

α) Die Selbstbefruchtung.

Die Selbstbefruchtung liefert uns sehr verschiedenartige Ergebnisse.

In manchen Fällen besteht keine geschlechtliche Affinität zwischen befruchtungsbedürftigen Zellen, die in einem nahen Verwandtschaftsver-

Digitized by Google

hältnis zueinander stehen, sei es daß sie in direkter oder entfernterer Weise von einer gemeinsamen Mutterzelle oder von einem und demselben höher differenzierten, vielzelligen Mutterorganismus erzeugt worden sind. Niedere Algen, Infusorien, phanerogame Pflanzen, zwitterige Tiere liefern uns hierfür eine Anzahl Belege.

Bei Acetabularia findet die geschlechtliche Fortpflanzung in der Weise statt, daß Schwärmsporen in größerer Anzahl aus dem Inhalt von Dauersporen erzeugt werden. Eine Kopulation zwischen zwei Schwärmern tritt aber nur dann ein, wenn sie, wie STRASBURGER und DE BARY berichtet haben, von zwei verschiedenen Dauersporen abstammen, während die aus einer und derselben Dauerspore erzeugten einander ausweichen.

„Ich sah um die Mittagsstunde", berichtet STRASBURGER (XI 1884), „zwei benachbarte, durchaus nicht voneinander unterscheidbare Sporen sich unter meinen Augen öffnen und die Schwärmer beider in gerader Richtung dem Fensterrande des Tropfens zueilen. Hier bot sich alsbald ein von dem gewöhnlichen durchaus verschiedener Anblick dar. Während ich nämlich sonst die Schwärmer einer und derselben Spore in gleichmäßiger Verteilung sich sichtlich ausweichen sah, bildeten sich jetzt alsbald Kopulationsknoten, wenn ich so sagen darf, nämlich haufenweise Ansammlungen, in welche sich die einzelnen Schwärmer gleichsam hineinstürzten. Solchen Kopulationszentren sieht man nun immer neue Paare vereinter Schwärmer enteilen." In gleicher Weise ist für verschiedene andere Abteilungen der Protisten (Algen, Volvocineen, Foraminiferen) von mehreren Forschern nachgewiesen worden, daß immer nur Gameten von ungleicher elterlicher Abstammung sich paaren (HARTMANN).

Bei seinen Infusorienstudien hat MAUPAS (XI 1889) durch mehrere hundert Experimente für vier verschiedene Arten (Leucophrys, Onychodromus, Stylonichia, Loxophyllum) festgestellt, daß auch in der Zeit der Befruchtungsbedürftigkeit Kopulationen nur stattfinden, wenn Individuen verschiedener Generationszyklen zusammengebracht werden. „In zahlreichen Präparaten nahe verwandter und nicht gemischter Individuen", bemerkt MAUPAS, „endete das Fasten, welchem ich sie unterwarf, entweder mit Enzystierung oder mit dem Tod durch Hunger. Nur zu einer Zeit, wo schon senile Degeneration in den Kulturen um sich zu greifen begonnen hatte, sah ich in den Versuchspräparaten Konjugationen nahe verwandter Individuen eintreten. Aber alle Konjugationen der Art endeten mit dem Untergang der gepaarten Infusorien, welche nach ihrer Vereinigung nicht imstande waren, ihre Entwicklung fortzusetzen und sich zu reorganisieren. Derartige Paarungen sind daher pathologische Phänomene, hervorgerufen durch senile Degeneration." MAUPAS glaubt daher auch für die Infusorien eine gekreuzte Befruchtung zwischen Individuen verschiedenen Ursprungs annehmen zu müssen.

Indessen haben neuerdings Versuche von MAUPAS eine Einschränkung durch WOODRUFF (XII 1911) erfahren, dem es durch Aenderung der Kulturbedingungen gelang, in mehreren Jahren aus einem Exemplar 2000 Generationen von Paramaecium zu züchten, ohne daß Konjugationsepidemien erfolgten oder die Tiere Degenerationserscheinungen zeigten. Hieraus ist geschlossen worden, daß bei den Ergebnissen von MAUPAS schädigende Einflüsse des Kulturverfahrens mit verantwortlich zu machen sind.

Auch bei phanerogamen Pflanzen ist für einzelne Fälle die Wirkungslosigkeit der Selbstbefruchtung nachgewiesen worden. So be-

richtet HILDEBRAND (XII 1867, p. 66) von Corydalis cava: „Wenn die Blüten dieser Pflanze, bei welchen die geöffneten Antheren der Narbe eng anliegen, vor Insektenbefruchtung ganz geschützt werden, bildet sich aus ihnen niemals eine Frucht; daß hier nicht etwa der Umstand an der Fruchtlosigkeit schuld ist, daß vielleicht doch der Pollen nicht an die empfängliche Stelle der Narbe komme, geht daraus hervor, daß auch solche Blüten, deren Narben rings mit dem Pollen der umgebenden Antheren bewischt wurden, dennoch keine Frucht ansetzten. Zu einer vollständigen Fruchtbildung kommen die Blüten nur dann, wenn man den Pollen von den Blüten der einen Pflanze auf die Narbe der Blüten einer anderen bringt; zwar entstehen auch Früchte, wenn die Blüten einer und derselben Traube miteinander gekreuzt werden, aber diese enthalten bedeutend weniger Samen und kommen nicht immer zur vollständigen Ausbildung."

Roggen ist selbststeril, d. h. der Pollen wirkt in der eigenen Blüte nicht befruchtend. Die großblütige Viola tricolor bringt nur durch Kreuzbefruchtung, bei der Insekten behilflich sind, keimfähigen Samen hervor. Ebenso ist die Erfolglosigkeit der Selbstbefruchtung noch für einige andere Pflanzen, einzelne Arten von Orchideen, Malvaceen, Reseda, Lobelia, Verbascum beobachtet worden. JOST konnte nachweisen, daß bei solchen selbststerilen Gewächsen der eigene Blütenstaub schon auf der Narbe und dann weiterhin im Griffel in der Bildung der Pollenschläuche gehemmt ist, so daß die Befruchtung der Eizelle unterbleibt, während der fremde Blütenstaub die zur Befruchtung nötigen Schläuche ungehindert entwickeln kann.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über Selbststerilität und Individualstoffe hat CORRENS für das selbststerile Wiesenschaumkraut, Cardamine pratensis, folgende interessante Verhältnisse festgestellt: Wenn er zwei Pflanzen A und B miteinander befruchtete, so waren die Nachkommen mit je einem der beiden Elter zu 50 Proz. fertil, zu 50 Proz. steril. Da nun ein bestimmtes Kind in seinem Verhalten gegenüber dem einen Elter völlig unabhängig von seinem Verhalten gegenüber dem anderen Elter ist, das heißt, mit Pollen von B fertil, aber mit Pollen von A entweder auch fertil oder steril sein kann, so lassen sich die Kinder nach dem Verhalten ihren beiden Eltern gegenüber in 4 Klassen bringen, 1) in solche die mit A und B fertil, 2) die mit A fertil, mit B steril, 3) die mit B fertil, mit A steril, und 4) die mit A und B steril sind. Jede dieser 4 Klassen ist in gleicher Anzahl vertreten. Aus diesen Ergebnissen zieht CORRENS den Schluß, daß „Anlagen" für die Ausbildung gewisser Hemmungsstoffe, welche die Selbstbefruchtung verhindern, in dem elterlichen Keimkern vorhanden sind, und daß diese Anlagen von beiden Eltern auf die Hälfte ihrer Nachkommen vererbt werden, wobei der von A vererbte Hemmungsstoff ein anderer ist, als der von B vererbte.

Ueber das Verhalten bei zwitterigen Tieren liegen leider noch sehr wenige Versuche vor. Sie sind in der Regel auch mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden. Bei einer Reihe von Experimenten konnte GUTHERZ (XII 1904) feststellen, daß bei der hermaphroditen Ascidie, Ciona intestinalis, die mit eigenem Samen künstlich befruchteten Eier sich nicht oder nur zuweilen in einem geringen Prozentsatz entwickeln. Zu demselben Ergebnis war schon vor ihm CASTLE (XII 1895/96) an dem gleichen Versuchsobjekt gekommen. In ausgedehnten Untersuchungen hat ferner T. H. MORGAN ebenfalls bei Ciona die Frage

Digitized by Google

studiert, ob das Sperma eines Individuums die Eier verschiedener anderer Individuen mit gleicher Leichtigkeit befruchtet. Das Ergebnis war, daß durchaus nicht jede Kombination den gleichen guten Befruchtungserfolg hatte, ja daß in vielen Fällen ebenso wie bei Selbstbefruchtung auch bei Fremdbefruchtung überhaupt keine Entwicklung der Eier eintrat. Bemerkenswert ist ferner, daß selbst reciproke Kreuzungen, bei denen von 2 Tieren das eine einmal als Mutter, das andere Mal als Vater benutzt wurde, nicht identische Resultate gaben. Es entwickelten sich z. B. bei Kreuzung in der einen Richtung fast alle Eier, während in der reciproken Kreuzung oft 90 Proz. und mehr Eier unbefruchtet blieben.

Den angeführten Beispielen stehen andere gegenüber, die zeigen, daß zwischen sehr nahe verwandten Geschlechtszellen sowohl volle sexuelle Affinität besteht, als auch normale Entwicklung bei Selbstbefruchtung eintritt. So können bei einzelnen Konjugaten (Rhynchonema) Schwesterzellen miteinander kopulieren oder Zellen, welche, wie bei Spirogyra, ein und demselben Faden angehören (s. p. 350). Bei manchen Phanerogamen lassen sich die Eizellen mit dem Pollen derselben Blüte nicht nur befruchten, sondern liefern auch kräftige Pflanzen, und zwar läßt sich diese Inzucht viele Generationen hindurch mit gleich günstigem Erfolg fortsetzen. So ist bei der Gerste im Gegensatz zum Roggen Selbstbefruchtung möglich; auch Viola arvensis liefert mit eigenem Pollen entwicklungsfähige Samenkörner etc. Bei allen kleistogamen Pflanzen ist Selbstbefruchtung überhaupt allein möglich. — Von Cione verhält sich eine andere Ascidie, Phallusia mamillata, verschieden, da bei ihr sich alle oder fast alle mit eigenem Samen befruchteten Eier entwickeln (Gutherz).

Zwischen beiden Extremen, dem Mangel jeder sexuellen Affinität und dem vollen Bestand einer solchen bei nahe verwandten Geschlechtszellen kommen Abstufungen vor. Von den zahlreichen, in einem Fruchtknoten eingeschlossenen Eizellen entwickeln sich bei künstlich vorgenommener Selbstbefruchtung mit dem Pollen derselben Blüte nur einzelne und werden zu reifen Samenkörnern. Es läßt sich hieraus schließen, daß sich die einzelnen Eizellen in ihren Affinitäten etwas verschieden verhalten, daß einige sich befruchten lassen mit dem eigenen Pollen, andere nicht, Differenzen, die uns in ähnlicher Weise auch bei der Bastardbefruchtung wieder begegnen werden.

Endlich scheint auch der Fall eintreten zu können, das zunächst zwar die Eizellen befruchtet werden, auch sich zu entwickeln beginnen, dann aber frühzeitig absterben. Hierauf möchte ich die Erscheinung zurückführen, daß manche Blüten, bei denen man die Selbstbefruchtung künstlich auszuführen sucht, rascher verwelken, als wenn der Versuch nicht gemacht wird, und daß dabei die Blüten gewisser Orchideen schwarz und nekrotisch werden. Wahrscheinlich ist dies eine Folge vom frühzeitigen Absterben und Zerfall der in Entwicklung begriffenen Embryonen (Darwin XII).

Die aus Selbstbefruchtung erzielten Samen liefern häufig nur schwächliche Pflanzen, die in ihrer Konstitution irgendeinen Nachteil zeigen; auch sind die Samenkörner selbst häufig unvollkommen entwickelt.

Aus den Tatsachen, daß bei vielen Organismen sich nahe verwandte Geschlechtszellen überhaupt nicht verbinden, daß bei anderen, wenn Befruchtung zustande kommt, der Embryo bald in seiner Entwicklung gehemmt wird und abstirbt, daß endlich häufig, auch wenn die Entwicklung ungestört verläuft, doch die so erzeugten Organismen schwächlich

Digitized by Google

ausfallen, läßt sich der allgemeine Schluß ziehen, daß Selbstbefruchtung im großen und ganzen ungünstig wirkt. Wenn in einzelnen Fällen eine ungünstige Wirkung nicht zu verspüren ist, so wird durch solche Ausnahmen die Richtigkeit dieses Satzes ebensowenig aufgehoben, als aus dem Vorkommen von Parthenogenese sich ein Einwand gegen die Ansicht, daß ein großer Vorteil mit der Befruchtung verbunden sein muß, erheben läßt.

Daß der Selbstbefruchtung irgend etwas Schädliches anhaften muß, läßt sich indirekt auch aus einem Ueberblick über das Organismenreich erschließen, welches uns, um mit DARWIN (XII) zu reden, in eindringlicher Weise lehrt, daß die Natur beständige Selbstbefruchtung verabscheut. Denn überall sehen wir oft außerordentlich komplizierte Einrichtungen getroffen, um Selbstbefruchtung in dieser oder jener Weise zu verhüten.

Solche Einrichtungen sind: 1. die Verteilung der Geschlechter auf zwei verschiedene Individuen, so daß das eine nur weibliche, das andere nur männliche Geschlechtszellen zu erzeugen imstande ist; 2. die wechselseitige Befruchtung zwitteriger Tiere; 3. die ungleiche Reifezeit von Eiern und Samenfäden bei Pyrosomen, manchen Mollusken etc.; 4. die von KOELREUTER, SPRENGEL, DARWIN (XII), HILDEBRAND (XII 1867), H. MÜLLER (XII 1873) u. a. entdeckten Eigentümlichkeiten in der Organisation der Zwitterblüten der Phanerogamen, die Dichogamie, Heterostylie, die vermittelnde Rolle der Insekten, welche den Pollen von einer Blüte auf die andere übertragen und dadurch Kreuzung hervorrufen. Namentlich bei den Blütenpflanzen sind zur Verhütung von Selbstbefruchtung die Vorkehrungen so vielseitige und springen oft so deutlich in die Augen, daß schon SPRENGEL (XII 1793) in seinem grundlegenden Buch: „Das entdeckte Geheimnis der Natur, die Befruchtung der Blumen durch Insekten“ sagen konnte: „Die Natur scheint es nicht haben zu wollen, daß irgendeine Zwitterblume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde.“

β) Die Bastardbefruchtung.

Das Gegenstück zur Selbstbefruchtung und zur Inzucht bildet die Bastardzeugung. Darunter versteht man die Verbindung der Geschlechtsprodukte von Individuen, die in ihrer Organisation solche Unterschiede zeigen, daß sie vom Systematiker zu verschiedenen Varietäten und Rassen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden.

Im allgemeinen ist der Grundsatz festzuhalten, daß die Geschlechtsprodukte von Individuen, die im System sehr weit auseinanderstehen, sich nicht miteinander verbinden lassen. Jeder wird es von vornherein für unmöglich halten, daß sich das Ei eines Säugetiers mit dem Samen eines Fisches befruchten lasse oder das Ei eines Kirschbaums durch den Pollen einer Conifere. Je näher sich aber die verschiedenen Individuen im System stehen, sei es, daß sie nur verschiedenen Familien oder Arten angehören oder selbst nur Varietäten einer Art sind, um so unmöglicher wird es, a priori das Ergebnis der Befruchtung vorauszusagen; nur das Experiment kann uns darüber Gewißheit verschaffen, und dieses lehrt uns, daß die einzelnen Arten im Tier- und Pflanzenreich sich gegen Bastardbefruchtung nicht immer gleich verhalten, daß manchmal Individuen, die sich in ihrer Form

Digitized by Google

bis auf geringfügige Merkmale gleichen, sich nicht kreuzen lassen, während wieder ab und zu zwischen anderen, mehr ungleichartigen Individuen Kreuzung möglich ist.

Mit einem Wort: die geschlechtliche Affinität stimmt nicht immer überein mit dem Grad der äußeren Aehnlichkeit, welche zwischen einzelnen Pflanzen und einzelnen Tieren wahrgenommen wird. Als Beleg hierfür seien einzelne Beispiele aus dem Pflanzen- und aus dem Tierreich angeführt.

Von Apfel- und Birnbaum, von Primula officinalis und Pr. elatior hat man noch keine Bastarde erhalten, dagegen sind zwischen Pfirsich und Mandel und zwischen einigen Arten, die verschiedenen Gattungen angehören, wie zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azaleen, Aegilops und Triticum, Secale und Triticum, Zea und Euglaena etc. Kreuzungen mit Erfolg ausgeführt worden (Noll 1908).

„In noch auffallenderer Weise", bemerkt Sachs, „wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und der systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, daß zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder teilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia, var. latifolia mit var. litoralis u. a."

Im Tier- und Pflanzenreich gibt es einzelne Gattungen, deren Arten sich leichter kreuzen lassen, während Arten anderer Gattungen allen Versuchen hartnäckigen Widerstand entgegensetzen. Im Pflanzenreich geben Liliaceen, Rosaceen, Saliceen, im Tierreich die Forellen und Karpfenarten, die Finkenarten etc. leicht Bastarde. Die Rassen von Hunden, die sich im Körperbau so außerordentlich unterscheiden, wie Dachs- und Jagdhund, Seidenpinscher und Bernhardshund, erzeugen miteinander Mischformen. Dagegen liefern verschiedene Arten von Papilionaceen, Coniferen, Convolvulaceen etc. bei wechselseitiger Kreuzung nur schwierig oder überhaupt keine Bastarde (Noll).

Wie unberechenbar für uns die Faktoren sind, um welche es sich bei der Bastardbefruchtung handelt, geht nicht minder klar aus der sehr häufig zu beobachtenden Erscheinung hervor, daß die Eier einer Art A sich zwar mit dem Samen einer Art B befruchten lassen, nicht aber umgekehrt die Eier von B mit dem Samen von A. In der einen Richtung besteht also geschlechtliche Affinität zwischen den Geschlechtszellen zweier Arten, in der anderen Richtung aber fehlt sie.

Einige Beispiele für solche einseitige Kreuzung seien hier angeführt:

Eier von Fucus vesiculosus lassen sich mit Samen von Fucus serratus befruchten, aber nicht umgekehrt. Mirabilis Jalapa gibt mit dem Pollen von Mirabilis longiflora befruchtet Samen, während die letztere Art bei entgegengesetzter Kreuzung unfruchtbar bleibt.

Aehnliches findet sich häufig im Tierreich, wo namentlich solche Arten von Interesse sind, bei denen man künstliche Befruchtung durch Vermischung der Geschlechtsprodukte ausführen kann. So nahmen mein Bruder und ich (XII 1885) Kreuzungen zwischen verschiedenen Echinodermenarten vor und fanden, daß, wenn Eier von Echinus microtuberculatus mit Samen von Strongylocentrotus lividus vermischt wurden, nach wenigen Minuten überall Befruchtung eingetreten war, indem sich die Eihaut vom Dotter abhob. Nach 1½ Stunden waren alle Eier in regelmäßiger Weise zweigeteilt. Am folgenden Tage hatten sich flimmernde Keimblasen, am 3. Gastrulae entwickelt, am 4. Tage hatte sich das Kalkskelett angelegt. Kreuzungen in entgegengesetzter Rich-

Digitized by Google

tung ergaben abweichende Resultate. Als in einem Uhrschälchen zu Eiern von Strongylocentrotus lividus Samen von Echinus microtuberculatus zugefügt wurde, blieben fast alle Eier unverändert. Nach 2 Stunden war nur hier und da ein Ei zweigeteilt. Bei den außerordentlich wenigen, sich teilenden Eiern war die Eihaut entweder nur ein wenig abgehoben oder sie lag dem Dotter noch ziemlich dicht auf. Am anderen Tage waren im Uhrschälchen einige wenige flimmernde Keimblasen zu bemerken, während die Hauptmasse der Eier noch ganz unverändert war. Aus dem besonderen Bau der Samenfäden und Eier suchen PFLÜGER und G. HERTWIG den verschiedenen Ausfall reciproker Kreuzungen bei den Amphibien zu erklären. Die zahlreichen von PFLÜGER, BORN und G. HERTWIG angestellten Kreuzungsversuche haben übereinstimmend ergeben, daß „in der Tauglichkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte ein und derselben Species zur artfremden Befruchtung ein umgekehrtes Verhältnis besteht. So lassen sich die Eier von Rana fusca und Pelobates fuscus nur mit sehr geringem Erfolge bastardieren, dagegen ist ihr Samen zu Kreuzungsversuchen sehr brauchbar. Andererseits eignen sich die Eier von Bufo communis und Bufo viridis trefflich zu Bastardierungsexperimenten, ihre Samenfäden hingegen vermögen nur wenig artfremde Eier mit Erfolg zu befruchten.“ Diese Erscheinung wird von G. HERTWIG im Anschluß an PFLÜGER in der Weise erklärt, „daß diejenigen Eier, die durch die Beschaffenheit ihrer Hüllen oder der Eioberfläche gegen das Eindringen artfremder Samenfäden gut geschützt sind, auch sehr kräftige, mit spitzem Kopfstück (Rana fusca, Pelobates) versehene arteigene Samenfäden zur Sicherung ihrer Befruchtung besitzen, daß dagegen zu Eiern mit schwach entwickeltem Schutz gegen das Eindringen artfremder Samenfäden auch artgleiche Spermien mit nur schwachem Durchdringungsvermögen gehören.“ Es kann uns daher nicht wundernehmen, daß bisher nur zwei Bufoarten mit sehr ähnlichen Spermien erfolgreich reciprok gekreuzt worden sind.

Die weiteren Folgen der Bastardbefruchtung, wie sie sich später in der Entwicklung des Kreuzungsproduktes zu erkennen geben, bieten vielfach Vergleichspunkte zu den Folgen der Selbstbefruchtung, nur daß im allgemeinen die ungünstigen Folgen viel stärker ausgeprägt sind. Wenn auch Befruchtung eintritt, sterben in vielen Fällen die Embryonen frühzeitig ab oder erhalten eine schwächliche Konstitution. So kommen bei Kreuzung einzelner Echinodermen die Larven nicht über das Gastrulastadium hinaus, und ebenso sterben bastardierte Amphibieneier schon als Keimblasen ab.

Sehr anschaulich lassen sich, wie G. HERTWIG gezeigt hat, die Resultate der Bastardierungsversuche in Form einer Kurve darstellen, wenn man die Lebensdauer des Bastardproduktes als Ordinate, den Grad der Artfremdheit der beiden Eltern als Abscisse benutzt. Es nimmt nämlich die Lebensfähigkeit der Bastarde zuerst mit steigender Artfremdheit stetig ab und die Kurve erreicht ihren Tiefpunkt in den Fällen, wo der Tod des Bastardproduktes bereits vor der Gastrulation erfolgt. Neben diesem absteigenden Schenkel der Kurve erhält man aber noch einen aufsteigenden, wenn man die Versuche mit stamm- und artfremder Bastardierung berücksichtigt, bei denen KUPELWIESER, GODLEWSKI und G. HERTWIG wieder lebensfähige, über das Gastrulastadium hinaus sich entwickelnde Larven züchten konnten. Eine befriedigende Erklärung für diese, auf den ersten Blick recht sonderbare Er-

Digitized by Google

scheinung hat die genaue zytologische Untersuchung ergeben. So wird der wieder aufsteigende Schenkel der Kurve durch den schon auf p. 371—374 besprochenen Nachweis verständlich, daß der Samenkern infolge zu großer Artfremdheit sich in dem Eiplasma nicht mehr zu vermehren vermag. Es handelt sich in diesen Fällen also gar nicht um eine wirkliche Bastardierung; vielmehr müssen wir die auf diesem Wege entstandenen parthenogenetischen Larven als falsche Bastarde oder Pseudobastarde bezeichnen.

Aehnliche Resultate erhielt BALTZER bei Kreuzung der Eier der Seeigelart Strongylocentrotus mit dem Samen einer anderen Art, dem Sphaerechinus, nur daß hier nicht der gesamte Samenkern, sondern von seinen 16 Chromosomen 12 Stück eliminiert werden, während die übrigen 4 sich an dem Aufbau der Furchungskerne in normaler Weise beteiligen. Während der Trennung der Aequatorialplatte in die beiden Tochterplatten der ersten Furchungsteilung werden 12 Chromosomen zwischen ihnen in der Mitte der Spindel vorgefunden. Bei der Bildung der bläschenförmigen Tochterkerne werden sie in diese nicht mit aufgenommen, sondern werden neben ihnen, nahe der Teilungsebene in verzerrte, in die Länge gezogene Chromatinklumpen umgewandelt, die nachträglich ebenfalls noch bläschenförmig werden können. Sie setzen ihre Entwicklung noch eine Zeitlang selbständig fort. BALTZER nennt diesen Vorgang die Elimination von Chromatin und vertritt mit guten Gründen die Ansicht, daß die während der zwei ersten Kernteilungen eliminierten Chromosomen, deren Zahl er durch mühsame Zählungen auf dem Spindelstadium auf 16 bis 17 bestimmt, väterliche Elemente sind. Das eliminierte Chromatin ist später dem völligen Untergang verfallen. Denn sobald sich eine Blastulahöhle entwickelt, werden die Massen eleminierten Chromatins mit dem sie umgebenden Protoplasma ins Innere der Blastula abgestoßen. Man findet hier Plasmakörper mit großen, oft riesigen Kernblasen oder auch mehrpolige Mitosen, auch kompakte, homogene, stark färbbare Chromatinkugeln. Derartige abnorme Keimblasen, die schon von O. und R. HERTWIG bei ihren Bastardierungsversuchen mit Echinodermen beobachtet und als Stereoblastulae bezeichnet worden sind, entwickeln sich nicht weiter und beginnen bald zu zerfallen.

Wie in den Versuchen stammfremder Bastardierung tritt auch in diesem Beispiel klar zu Tage, daß die Disharmonie, die zwischen dem Samenkern und dem ihm fremden Eiplasma besteht, das Entwicklungsresultat in maßgebender Weise beeinflußt. Besonders deutlich wird das noch durch die interessante Tatsache, daß der Samenkern bei der reciproken Kreuzung Sphaerechinus ♀ × Strongylocentrotus ♂ sich ganz an der Entwicklung beteiligt und daß daher auch typische Bastardlarven mit Mischcharakteren entstehen. Offenbar ist also die Größe der Disharmonie zwischen Samenkern und Eiplasma nicht streng an die mehr oder minder große Aehnlichkeit der Eltern gebunden. Dagegen ist dies sicherlich der Fall bei der Verschiedenheit der Kerne des Eies und des Samenfadens zueinander, deren Disharmonie, wie O. und G. HERTWIG wohl mit Recht annehmen, für die Mehrzahl der Entwicklungsstörungen der Bastarde verantwortlich gemacht werden muß.

Zu Gunsten dieser Ansicht lassen sich die zahlreichen Fälle anführen, wo die Erkrankung des Bastardkeimes auf dem Blastulastadium einsetzt. So ist nach BALTZER in den Kernen des Bastardkeimes Strong. ♀ × Arbacia ♂ bis zum Blastulastadium der ganze Chromosomen-

Digitized by Google

bestand des Eikerns und des Samenkerns enthalten." Hier setzt dann plötzlich eine starke Elimination von Chromosomen ein. „Es ist äußerst überraschend, zu sehen", schreibt BALTZER, „wie innerhalb weniger Stunden die Keime, die vordem ganz durchsichtig waren und rotierend umherschwammen, undurchsichtig werden, sich mit Haufen degenerierenden Zellenmaterials füllen und massenhaft auf dem Boden der Zuchtschalen herumliegen." Noch schlagender sprechen die schönen Untersuchungen von FEDERLEY an Schmetterlingen für eine Disharmonie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen und für die dadurch herbeigeführte Entwicklungsanomalien bei Bastarden. So verläuft bei der Kreuzung mehrerer Pygaeraarten untereinander die Entwicklung der Bastarde völlig normal bis zu dem Augenblick, wo sie reife Geschlechtszellen bilden. Erst dann zeigen sich die schädlichen Folgen der Bastardierung in einer gestörten Entwicklung ihrer Geschlechtsprodukte und zwar unterbleibt nach den Angaben FEDERLEYS bei den Bastarden die Konjugation der mütterlichen und väterlichen Chromosomen, es fehlt das Synapsisstadium und späterhin die Reduktionsteilung. Es werden daher Geschlechtszellen mit der unreduzierten, diploiden Chromosomenzahl gebildet, die sowohl ein ganzes väterliches wie ein ganzes mütterliches Chromosomensortiment besitzen. Die Folge dieser Anomalien ist, daß ein großer Teil der Eier und Samenfäden bei den Mischlingen nicht befruchtungsfähig ist. Allerdings hat FEDERLEY doch noch vereinzelte Nachkommen von seinen Bastarden züchten können.

Häufig ist die Störung der Geschlechtszellenbildung bei Mischlingen noch eine viel erheblichere und führt zu völliger Sterilität. Auch bei ihnen ist natürlich in der Neuzeit das Bestreben darauf gerichtet, genauer festzustellen, in welchem Stadium der Ovo- und Spermiogenese und in welcher Weise sich die schädlichen Folgen der Kreuzung an den Geschlechtszellen bemerkbar machen. GUYER (XII 1900) beschreibt mehrpolige Mitosen und doppelte Spindeln in den Hoden von Taubenbastarden. POLL (XII 1906) konnte bei Entenmischlingen tiefgreifende Veränderungen feststellen, die bei den verschiedenen Kreuzungen (Cairina × Anas oder Anas × Cairina etc.) Besonderheiten darbieten. Die Hoden sind zur Brunstzeit häufig sehr viel stärker vergrößert als bei ungekreuzten Tieren, trotzdem es zu keiner ordentlichen Samenbildung kommt. In den Samenröhrchen ist das vielschichtige Keimepithel „unregelmäßig gelagert, an verschiedenen Stellen des Umfanges verschieden hoch und sieht oft wie zerfetzt oder zerrissen aus, eine Veränderung, an der die Behandlung der Präparate keine Schuld trägt. Die Lichtung der Kanälchen ist verschieden weit, sie ist erfüllt von mehr oder weniger anormalen, zum Teil riesenhaften Zellen, die oft 20 und noch mehr Kerne enthalten, die zum Teil mit verdichteten Chromatinklumpen erfüllt und pyknotisch sind." Immerhin ist anfangs der Weg der Spermiogenese auch in den am meisten gestörten Bastardhoden eine Strecke meist normal verlaufen, von der Teilung der Spermatogonien über die Phase der Synapsis bis zur Teilung der Spermiocyten; aber „über diesen Punkt, über die Spermiocytenmitose hinaus, geht die Spermiogenese bei keinem der untersuchten Cairina × Anas- und Anas × Cairina-Mischlingen".

Bei Finkenbastarden ist die Spermiogenese weniger gestört. Wenn auch hier in weiten Strecken der Samenröhrchen ihre Lumina mit den eigentümlichen vielkernigen Riesenzellen erfüllt sind, so werden auch wieder an anderen Stellen Spermien teils von normaler, teils abweichender.

Digitized by Google

pathologischer Form gebildet (TIEFENSEE). Daher ist bei manchen Finkenbastarden ja auch ein geringer Grad von Fruchtbarkeit beobachtet worden, während Entenbastarde obligatorisch unfruchtbar sind.

Noch mehr als die Hoden sind gewöhnlich die Eierstöcke rückgebildet. Sie bleiben bei Entenmischlingen auffallend klein und schließen wenig entwickelte, oft nur mikroskopisch nachweisbare Eier ein. „Die Entartung des Eierstocks geht unter dem Bild einer Wucherung der Theca und des Epithels des Eifollikels, sowie des Zu- und Einwanderns farbloser Blutzellen (Wanderzellen) vor sich; es entsteht schließlich ein histologisches Bild, das eher an eine Lymphdrüse, denn an ein Ovarium gemahnt" (POLL XII 1906 und 1911).

Aehnliches lehrt das Pflanzenreich durch noch zahlreichere Beispiele. Zuweilen bildet sich infolge der Bastardbefruchtung zwar Samen aus, derselbe ist aber mangelhaft entwickelt und hie und da nicht keimungsfähig. Wenn Keimung eintritt, entwickeln sich die Pflänzchen bald schwächlich, bald kräftig. „Bastarde zwischen beträchtlich verschiedenen Arten sind häufig sehr zart, insbesondere in der Jugend, so daß die Aufzucht der Sämlinge schwer gelingt. Bastarde zwischen näher verwandten Arten und Rassen sind dagegen in der Regel ungemein üppig und kräftig; sie zeichnen sich meistens durch Größe, Schnellwüchsigkeit, frühe Blütenreife, Blütenreichtum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Größe einzelner Organe und ähnliche Eigenschaften aus."

Auch das Reproduktionsvermögen der Pflanzenbastarde ist sehr häufig bis zu vollständiger Unfruchtbarkeit geschwächt. In den Pollenbeuteln kommt es nach den neuesten Untersuchungen, die von TISCHLER (XII 1907, 1908) an Bastarden von Mirabilis Jalapa × tubiflora, Potentilla Tabernaemontani × rubens, Syringa vulgaris × persica angestellt worden sind, nicht zur Entwicklung reifer, befruchtungsfähiger Pollenkörner.

Die Tapetenzellen wachsen stärker und schneller als die von ihnen eingeschlossenen Keimzellen, so daß zwischen diesen größere, leere Intercellularräume auftreten. Doch wird die Tetradenteilung noch anscheinend normal ausgeführt, und auch die Zahl der Chromosomen nach der Reduktion (annähernd 16) ist die normale. Dann aber beginnt sich ein Plasmamangel in den meisten der Zellen kurz nach der Lösung der Tetraden aus dem gemeinsamen Verband einzustellen. Schließlich vertrocknen Plasma und Kern total; da aber die Zellulosehülle (Exine) wahrscheinlich unter Mitwirkung der Tapetenzellen zu wachsen und sich zu verdichten fortfährt, entstehen große Pollenkörner von mehr als 100 μ Durchmesser, die aber ohne Plasma und Kern, also t a u b sind.

Während der oben erwähnte Bastard von Mirabilis Jalapa total steril ist, bleibt Potentilla Tabernaemontani × rubens teilweise fruchtbar; nur zwei Drittel der Pollenkörner sind verschrumpft und taub, ein Drittel ist mit Kern und Protoplasma versehen und zur Befruchtung geeignet. Durch veränderte Kulturbedingungen ließ sich indessen hier die teilweise Sterilität in eine totale umwandeln. Dabei wurden vereinzelte monströse Pollenkörner erzielt, die reich mit Plasma angefüllt und selbst bis zu doppelter Größe der Norm herangewachsen waren.

Aehnliche Mißbildungen des Pollens werden bei Pflanzen, wie schon früher besprochen wurde, auch infolge anderer Ursachen beobachtet: bei Arten, die zur Parthenogenese neigen (vgl. p. 364) und bei Pflanzen, die sich unter stark veränderten äußeren Lebensbedingungen befinden.

Digitized by Google

Ein Hauptergebnis aus den mitgeteilten Ermittelungen über Bastardbefruchtungen fasse ich in den Satz zusammen:

Im allgemeinen gedeiht das Bastardprodukt um so besser, je näher die systematische Verwandtschaft und je größer die geschlechtliche Affinität der Eltern ist. In einzelnen Fällen kann es dann sogar besser gedeihen als ein normal befruchtetes Ei. So liefert Nicotiana rustica mit Pollen von N. Californica gekreuzt eine Pflanze, die sich zur Höhe der Eltern wie 228 : 100 verhält (HENSEN XII 1881).

γ) Beeinflussung der geschlechtlichen Affinität durch äußere Eingriffe.

Wir haben bisher in den Experimenten über Selbstbefruchtung und Bastardbefruchtung die geschlechtliche Affinität der Ei- und Samenzellen schon als einen außerordentlich unberechenbaren Faktor kennen gelernt, mit welchem eine Reihe der verschiedenartigsten Folgeerscheinungen — Eintritt oder Nichteintritt der Befruchtung, frühzeitig gehemmte oder geschwächte oder kräftige Entwicklung etc. — zusammenhängt. Die geschlechtliche Affinität erweist sich aber als ein noch komplizierteres Phänomen, da sich zeigen läßt, daß sie durch äußere Eingriffe in vielen Fällen beeinflußt werden kann.

Höchst eigentümliche Verhältnisse ließen sich durch experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung bei einzelnen Echinodermen feststellen (OSCAR und RICHARD HERTWIG XII 1885). Die unbefruchteten Eier sind hüllenlos. Trotzdem tritt in der Regel keine Befruchtung ein, wenn Samenfäden nahe verwandter Arten die in ihrer Form nicht zu unterscheiden sind, hinzugefügt werden, obschon sie sich an die Oberfläche der Eier ansetzen und bohrende Bewegungen ausführen. Der Nichteintritt der Befruchtung kann hier nur dadurch erklärt werden, daß das Ei, wenn ich so sagen darf, die ihm nicht adäquaten Samenfäden zurückweist.

Das ist nun aber nicht ausnahmslos der Fall. Bei Kreuzungen, die zwischen Strongylocentrotus lividus und Sphaerechinus granularis vorgenommen wurden, kam unter Hunderten immer eine bald kleinere, bald größere Anzahl von Eiern vor, die durch den fremden Samen befruchtet wurden, während die große Mehrheit der Eier nicht reagierte. Die Eier ein und desselben Tieres waren also verschieden voneinander, in ähnlicher Weise wie zuweilen die Schwärmsporen ein und derselben Art auf Licht verschieden reagieren können, indem einige den positiven Rand, andere den negativen Rand aufsuchen und wieder andere zwischen beiden hin und her schwanken (siehe p. 166). Wie die Schwärmsporen eine verschiedene Lichtstimmung, so zeigen hier die Eier eines und desselben Tieres eine verschiedene Geschlechtsstimmung und, was noch wunderbarer ist, diese Geschlechtsstimmung kann durch äußere Einflüsse in hohem Grade beeinflußt und abgeändert werden.

Das Verfahren ist ein sehr einfaches. Es lassen sich nämlich die reifen Echinodermeneier nach ihrer Entleerung aus den Eierstöcken 24–48 Stunden unbefruchtet in Meerwasser aufheben, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. In dieser Zeit aber gehen Veränderungen in ihnen vor, die sich in ihrem Verhalten gegen fremden Samen kundgeben.

Bei den Experimenten wurden zwei verschiedene Methoden einge-

Digitized by Google

schlagen, von denen die eine als die Methode der sukzessiven Nachbefruchtung bezeichnet werden kann. Sie besteht darin, daß der Experimentator ein und dasselbe Eiquantum zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten mit fremdem Samen kreuzt. Dabei wurde das wichtige Ergebnis gewonnen: Eier, welche gleich nach ihrer Entleerung aus dem strotzend gefüllten Eierstock bastardiert wurden, wiesen mit Ausnahme eines verschwindend kleinen Bruchteils den fremden Samen zurück, aber nach 10, 20 oder 30 Stunden, bei der zweiten, dritten oder vierten Nachbefruchtung hatte eine immer größere Anzahl von Eiern ein dem früheren entgegengesetztes Verhalten angenommen, indem sie sich bastardieren ließen und eine Zeitlang auch völlig normal weiter entwickelten. Das Resultat fiel immer in derselben Weise aus, mochten die Eier von Strongylocentrotus lividus mit Samen von Sphaerechinus granularis oder von Echinus microtuberculatus, oder mochten die Eier von Sphaerechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus gekreuzt werden.

Das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardierung läßt sich in diesen Fällen nicht auf eine Verschiedenheit des Samens zurückzuführen, da derselbe jedesmal neu aus dem strotzend gefüllten Hoden entnommen wurde und daher bei den Versuchen als ein relativ konstant bleibender Faktor angesehen werden konnte. Hier ist es über jeden Zweifel erhaben, daß sich allein die Eizelle in ihrem Verhalten gegen die Einwirkung des fremden Samens verändert hatte.

Wenn aber überhaupt in der Eizelle Veränderungen eintreten oder künstlich hervorgerufen werden können, durch welche die Bastardierung gelingt, dann muß es vom theoretischen Standpunkt aus auch möglich sein, die Geschlechtsprodukte zweier Arten, zwischen denen ein gewisser Grad sexueller Affinität besteht, fast ohne Zurückbleiben eines unbefruchteten Restes zu bastardieren. Man wird dann je nach den Bedingungen, unter denen man die Geschlechtsprodukte zusammenbringt, ein Minimum und ein Optimum der Bastardierung gewinnen können.

Um diese Verhältnisse festzustellen, nimmt man die Experimente am besten in der Weise vor, daß man das Eimaterial eines Weibchens in mehrere Portionen teilt und zu verschiedenen Zeiten befruchtet. Stets erhält man hier den geringsten Prozentsatz von Bastarden, wenn den Eiern gleich nach der Entleerung aus den Ovarien der fremde Samen zugesetzt wird. Je später die Befruchtung geschieht, sei es nach 5 oder 10 oder 20 oder 30 Stunden, um so mehr wächst der Prozentsatz der bastardierten Eier, bis schließlich ein Bastardierungsoptimum erreicht wird. Als solches bezeichnet man das Stadium, in welchem sich bei Zusatz fremden Samens das möglichst größte Eiquantum in normaler Weise entwickelt. Das Stadium ist von kurzer Dauer, da sich in den Eiern für uns unsichtbare Veränderungen ohne Unterbrechung weiter abspielen. Dann beginnt der Prozentsatz der infolge der Bastardbefruchtung sich normal entwickelnden Eier wieder abzunehmen, und zwar hauptsächlich deshalb, weil ein immer größer werdender Teil infolge des Eindringens mehrerer Samenfäden sich ganz unregelmäßig teilt und mißgebildet wird.

Die Erfolge, die man erhält, wenn das Eimaterial zu verschiedenen Zeiten gekreuzt wird, kann man sich unter dem Bilde einer auf- und absteigenden Kurve darstellen, deren Höhepunkt durch das Bastardierungsoptimum bezeichnet wird. Zur Veranschaulichung können die Ergebnisse

Digitized by Google

von Kreuzungen der Eier von Sphaerechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus dienen. $^1/_4$ Stunde nach Entleerung aus dem Ovarium befruchtet, entwickeln sich nur äußerst vereinzelte Eier (Bastardierungsminimum). Nach $2^1/_4$ Stunden lassen sich 10 Proz., nach $6^1/_4$ Stunden schon etwa 60 Proz. und nach $10^1/_4$ Stunden fast alle Eier mit Ausnahme von etwa 5 Proz. befruchten, wobei sie sich meist in normaler Weise weiter entwickeln (das Bastardierungsoptimum ist erreicht). Bei Befruchtung nach 25 Stunden entwickelt sich ein Teil normal, ein nicht unbedeutender Teil in unregelmäßiger Weise infolge von Mehrbefruchtung, ein kleiner Rest bleibt unbefruchtet.

Noch merkwürdigere Ergebnisse haben bei den Bastardierungsversuchen J. LOEB und seinem Beispiel folgend GODLEWSKI dadurch erreicht, daß sie durch Zusatz von etwas Natronlauge das zur Aufzucht der Eier benutzte Seewasser, welches normalerweise eine neutrale Reaktion hat, leicht alkalisch machten (1—2 ccm einer $\frac{n}{10}$ NaHO-Lösung zu 100 ccm Seewasser). Unter diesen Bedingungen konnte LOEB Eier vom Seeigel Strongylocentrotus mit dem Samen von See- und Schlangensternen (Asterias ocracea, Ast. capitata, Asterina, Pycnopodia spuria) bis zu einem bestimmten Prozentsatz befruchten. Der Prozentsatz fiel nach der benutzten Samenart verschieden aus und betrug 50 Proz. bei Verwendung von Asteriassamen, aber nur 1 Proz., als Samen von Asterina oder 5 Proz., als Samen von Pycnopodia benutzt wurde. Die mit so fremdartigem Samen befruchteten Eier teilten sich und entwickelten sich bis zur Keimblase, einige auch bis zum Gastrulastadium. Ein Teil von ihnen begann schon frühzeitig abzusterben; zumal vom zweiten Tage an wurde die Sterblichkeit so groß, daß man den Eindruck gewann, als ob „die Kulturen plötzlich vergiftet seien“. Larven, die das Pluteusstadium erreichten, waren sehr selten. LOEB schließt hieraus, daß der Seesternsamen in das Seeigelei einen für ihre Entwicklung schädlichen Stoff- oder Bedingungskomplex hineinträgt.

GODLEWSKI wollte an der zoologischen Station von Neapel die heterogene Kreuzung mit der von J. LOEB angegebenen Methode wiederholen, doch ist es ihm dort weder mit dem Samen von Seesternen, noch von Schlangensternen, noch von Holothurien gelungen, die Eier von Seeigeln zu befruchten; wohl aber glückte ihm, was ebenso merkwürdig ist, eine Befruchtung der Eier von drei Echinodermenarten, Sphaerechinus granularis, Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus mit dem Samen einer Crinoide, Antedon rosacea. Der Prozentsatz der so befruchteten Eier war in den einzelnen Experimenten ein wechselnder; er fiel am höchsten aus (60—80 Proz.), wenn die Alkalität des Seewassers, in dem die Eier lagen, sukzessive erhöht wurde und wenn zeitweise nach unserem Prinzip der sukzedanen Befruchtung neue frische Samenportionen mit ihnen in Berührung gebracht wurden. Bemerkenswert ist schießlich noch die von GODLEWSKI entdeckte, von HERLANT bestätigte Erscheinung des Antagonismus, der zwischen den entwicklungserregenden Wirkungen von stammfremden Spermaarten besteht. GODLEWSKI mischte den Samen des Seeigels-Sphaerechinus und des Ringelwurms Chaetopterus miteinander und besamte, nachdem das Gemisch einige Zeit aufeinander eingewirkt hatte, mit ihm frische Sphaerechinuseier. Obwohl nun sowohl der Sphaerechinus- als auch der Chaetopterussamen jeder für sich allein die Eier zu befruchten vermag, und die Samenfäden aus dem Gemisch die lebhafteste Beweglichkeit zeigten, so

blieben trotzdem die Eier ausnahmslos unbesamt; die Samenfäden vermochten nicht mehr in dieselben einzudringen. Ja nach einiger Zeit verloren auch die Eier, die mit diesem Samengemisch in Berührung gekommen waren, ihr Befruchtungsvermögen gegenüber frisch zugesetztem artgleichem Samen. Dasselbe Resultat erhielt HERLANT auch mit anderen Samengemischen, wozu er Vertreter von Mollusken und Tunicaten benutzte. Da ebenso wie der Samen auch das Blut der stammfremden Tiere ähnliche Wirkungen hervorbringt, so muß die Erklärung für diese merkwürdige Erscheinung wohl auf serologischem Gebiet gesucht werden

3. Rückblick und Erklärungsversuche.

Wenn wir jetzt noch auf die im letzten Kapitel besprochenen Erscheinungen einen Rückblick werfen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß in der Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen, in der damit eng zusammenhängenden, geschlechtlichen Affinität und im Befruchtungsprozeß ein außerordentlich kompliziertes Phänomen des Lebens vorliegt. Die Faktoren, die hierbei maßgebend sind, entziehen sich unserer genauen Kenntnisnahme.

Mancherlei Hypothesen sind aufgestellt worden, von denen einige eine kurze Besprechung verdienen: Zur Klärung vieler Fragen wird es beitragen, wenn wir mit RICHARD HERTWIG beim Befruchtungsprozeß zwei Reihen von Vorgängen unterscheiden und getrennt betrachten.

Der eine Vorgang ist die Verschmelzung zweier Zellen, die von einem weiblichen und einem männlichen Individuum abstammen. Und hierbei ist wieder, wie auf p. 305 auseinandergesetzt wurde, das Wesentliche die Vereinigung oder, um einen Ausdruck von WEISMANN zu gebrauchen, die Amphimixis von Ei- und Samenkern. Hierdurch entsteht eine in ihrer feineren Organisation abgeänderte Zelle mit einer gemischten Anlagesubstanz und liefert die Grundlage für ein kindliches Geschöpf, welches die Eigenschaften seiner beiden Erzeuger in sich vereinigt. So steht der Befruchtungsvorgang in untrennbarem Zusammenhang mit der fundamentalen Frage der Vererbung, mit der Uebertragung der väterlichen und der mütterlichen Eigenschaften auf das Kind.

Der zweite Vorgang, der meist in auffälliger Weise als unmittelbare Folge der Befruchtung sich bemerkbar macht, ist, wie R. HERTWIG sich ausdrückt, die Entwicklungserregung. Die reifen Eier, die bis dahin teilungsunfähig waren und ohne Befruchtung bald abgestorben sein würden, werden durch den Zutritt des Samenfadens zu Teilungen angeregt und direkt zum Eintritt in den Entwicklungsprozeß veranlaßt, aus dem das kindliche Geschöpf hervorgeht.

Auf den zweiten Vorgang hat man nicht nur in früheren Zeiten, sondern häufig auch jetzt noch ein viel zu großes Gewicht gelegt, so daß man in ihm oft das Wesentliche der Befruchtung erblickt hat. Das ist z. B. in den theoretischen Betrachtungen von BOVERI (XI 1902), besonders aber bei dem Physiologen LOEB (XII 1899—1906) der Fall.

BOVERI hat in seinem interessanten Vortrag über das Problem der Befruchtung das Ei einer Uhr verglichen mit vollkommenem Werk, dem nur die Feder fehlt und damit der Antrieb. Indem er nun der Ansicht ist, daß es die Aufgabe der Befruchtung sei, diesem Mangel abzuhelfen, wirft er die Frage auf, was das Spermatozoon Neues in das Ei hineinbringe, um seine Teilung und als Folge alle weiteren Teilungen zu bewirken. Das Neue sucht BOVERI in der Einpflanzung eines vom Samen-

Digitized by Google

faden eingeführten Zentrosoms, durch welches dem Ei die verloren gegangene Teilungsfähigkeit und Entwicklungsmöglichkeit wiedergegeben werde. Nach seiner Darstellung hat ja das Ei sein eigenes Teilungsorgan, das Ovozentrum, bei der Bildung der Polzellen durch Rückbildung verloren. In dieser Weise versucht Boveri die Befruchtung auf die Physiologie der Zellteilung zurückzuführen und damit im Prinzip zu erklären. Er betrachtet die Befruchtung in erster Linie als einen entwicklungserregenden Faktor.

Von der gleichen Vorstellung wird auch Loeb bei seinem Bemühen geleitet, eine Erklärung für die befruchtende Wirkung auf dem Gebiete der physikalischen Chemie zu suchen. Durch seine Experimente über künstliche Parthenogenese kommt er auf eine schon früher von Bischoff aufgestellte Erklärung zurück, welche eine Zeitlang durch die biologischen Entdeckungen beseitigt zu sein schien. Im Anschluß an die epochemachenden Arbeiten Liebigs hatte Bischoff die Theorie aufgestellt, daß „der Same beim Kontakt, bei Berührung, durch katalytische Kraft wirkt, d. h. daß er eine in einer bestimmten Form der Umsetzung und inneren Bewegung begriffene Materie konstituiert, welche Bewegung sich einer anderen Materie, dem Ei, die ihr nur einen höchst geringen Widerstand entgegensetzt, mitteilt und in ihr eine gleiche und ähnliche Lagerungsweise der Atome hervorruft".

Aus seinen Experimenten, daß bei vielen Eiern sich künstliche Parthenogenese durch chemische Agentien bewirken läßt, zieht Loeb den Schluß: „Der Samenfaden kann nicht länger als die Ursache oder als der Anreiz für den Entwicklungsprozeß, sondern nur für eines der Agentien gehalten werden, welches einen Prozeß beschleunigt, welcher auch ohnedem, allerdings nur langsamer, ablaufen kann. Substanzen, welche chemische oder physikalische Prozesse, welche auch ohne sie eintreten würden, beschleunigen, werden katalytische genannt (Ostwald). Gemäß dieser Definition können wir annehmen, daß das Spermatozoon eine katalytische Substanz in das Ei bringt, welche den Prozeß beschleunigt, welcher auch sonst beginnen würde, aber sehr viel langsamer." Die K-Ionen z. B., welche die Chaetopteruseier zur Parthenogenese veranlassen, läßt Loeb hierbei katalytisch wirken und vermutet, daß in ähnlicher Weise die Spermatozoen Träger von Enzymen sind, welche man auf dem von Winkler eingeschlagenen Wege zu isolieren versuchen müsse.

Loeb sucht seiner Theorie, nach welcher die Spermatozoen und die Substanzen, welche Parthenogenese hervorrufen, einzig und allein katalytisch wirken, eine größere Tragweite für die Theorie der Lebensphänomene zu geben. Die Befruchtung glaubt er schon für einen chemisch-physikalischen Prozeß erklären zu können; demgemäß spricht er auch in seinen Schriften öfters von einer osmotischen oder einer chemischen Befruchtung.

Die Experimente und Folgerungen von Loeb sind in unserer Zeit, in welcher wieder die Neigung, komplizierte biologische Probleme gleich radikal als chemisch-physikalische Prozesse zu erklären, stark vorherrscht, nicht ohne Eindruck geblieben. So messen Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch den neueren Ergebnissen von Loeb eine große Bedeutung bei, „da er unter Anwendung der Ionentheorie auf die Eiweißkörper zu einer förmlichen chemischen Theorie der Befruchtung geführt worden sei. Durch seine Experimente sehen sie bewiesen, daß der Stimulus des eindringenden Spermatozoons auch durch andere Reize ersetzt werden könne."

Digitized by Google

Nach meiner Ansicht haben Boveri und Loeb die Erklärung für das Wesen der Befruchtung auf einem Gebiet gesucht, dem die ihm zugeschriebene Bedeutung gar nicht zukommt. Denn die Entwicklungserregung, welche oft mit dem Eintritt des Samenfadens in das Ei verknüpft ist, macht keineswegs das Wesentliche der Befruchtung aus, sondern ist nur eine mit ihr häufig verknüpfte Begleiterscheinung, welche unter Umständen auch ganz fehlen kann. Denn wie an vielen verschiedenartigen Beispielen sich zeigen läßt, kann das Ei befruchtet werden, ohne dadurch den unmittelbaren Anstoß zur Entwicklung empfangen zu haben; im Gegenteil tritt es in ein oft längere Zeit dauerndes Ruhestadium ein. Während bei Daphniden und Aphiden die parthenogenetischen Sommereier sich auch ohne Befruchtung entwickeln, machen die befruchtungsbedürftigen Wintereier, nachdem sie befruchtet worden sind, ein Ruhestadium von vielen Monaten durch, in welchem sich der Furchungskern nicht einmal zur ersten Teilung anschickt. Ebenso ist bei Algen und vielen niederen Organismen das Resultat der Befruchtung, wie bekannt, eine Dauerspore, also ein Produkt, welches unter Umständen jahrelang ruht, ehe es zu keimen beginnt. Auch bei den Infusorien hat die Konjugation, bei welcher es zu einem Austausch von Kernsubstanzen, daher zu einer gegenseitigen Befruchtung kommt, nach der Trennung der Paarlinge keine Vermehrung zur unmittelbaren Folge; anstatt als Entwicklungserreger, wirkt sie hier umgekehrt zunächst eher als ein die Vermehrung hemmender Faktor. Während der Befruchtung und noch längere Zeit nach ihr hören die Infusorien, die sich bei genügender Nahrung vorher geteilt haben, überhaupt auf, sich durch Teilung zu vermehren, bis erst im Innern eine durch die Kopulation eingeleitete Reorganisation des Organismus, die Verjüngung in der Sprache von Bütschli, beendet ist.

Aus diesen Tatsachen und Erwägungen ergibt sich der unabweisbare Schluß, daß das Wesen der Befruchtung einzig und allein in der Amphimixis zweier Zellen beruht, die von einem mütterlichen und einem väterlichen Erzeuger abstammen, daß alle außerdem noch beobachteten Vorgänge sekundärer Art oder mehr untergeordnete Begleiterscheinungen sind.

Es ist daher entschiedener Einspruch gegen die von Loeb immer wieder von neuem vorgetragene Lehre zu erheben, als ob er durch Verwendung besonderer chemischer Gemische den Befruchtungsprozeß nachahmen oder gar ersetzen und eine chemisch-physikalische Erklärung für ihn geben könne. Denn das liegt doch klar auf der Hand, daß durch ein Salzgemisch die Eigenschaften des männlichen Erzeugers auf das Ei nicht übertragbar sind, also die vererbende Kraft des Samenkörpers nicht ersetzt werden kann. Dasselbe gilt natürlich auch für alle thermischen, mechanischen oder sonstwie gearteten Eingriffe, durch welche Eizellen dieser oder jener Organismen zu Teilungen veranlaßt werden können. Es gibt weder eine chemische noch eine osmotische, weder eine thermische, noch eine mechanische Befruchtung. Was schon vor mehr als 50 Jahren Rudolph Wagner gegen Bischoff geltend gemacht hat, daß durch eine katalytische Theorie die Uebertragung der Eigenschaften des Vaters auf die Nachkommenschaft nicht erklärt werde, ist auch gegen Loeb wieder hervorzuheben, nur jetzt mit dem Hinweis, daß uns mittlerweile die biologische Forschung in den Vorgang der Uebertragung durch die früher (Kap. XI) ausführlich mitgeteilten Tatsachen schon einen tieferen Einblick gewährt und feste Grundlagen geschaffen hat.

Digitized by Google

Die Befruchtung ist ein biologischer Prozeß so komplizierter Art, daß Versuche, seine Erklärung auf dem Gebiete der Chemie und Physik zu suchen, verfrühte sind und nur zu unhaltbaren Vorstellungen führen können. Denn gibt es etwas Komplizierteres als die Verbindung der so außerordentlich zusammengesetzten Organisationen von zwei Zellen, die im Befruchtungsakt zusammentreffen, und als die Kombination und harmonische Vereinigung der zahlreichen verschiedenen biologischen Eigenschaften, deren Träger Ei und Samenfaden sind?

Die Bedeutung der wichtigen, durch LOEB auf experimentellem Wege ermittelten Tatsachen liegt auf einem anderen Gebiete.

Mit Recht pflegt man jetzt die durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene Entwicklung der Eizelle, wie es auch in vorliegendem Buch geschehen ist (p. 360), an die Parthenogenese, d. h. an die Zeugung ohne Befruchtung, wie sie von BONNET zuerst beobachtet worden ist, anzuschließen und sie von der natürlichen als experimentelle oder künstliche Parthenogenese zu unterscheiden. Angesichts der Verwirrung, die auf diesem Gebiete entstanden ist, sei auch an dieser Stelle noch einmal auf die Frage eingegangen, wodurch es möglich ist, durch experimentelle Eingriffe das Ei zur Teilung und zur Entwicklung anzuregen. Hierzu läßt sich folgendes bemerken:

Jede lebende Zelle besitzt die Fähigkeit, sich zu gewissen Zeiten und unter bestimmten Umständen durch Teilung zu vermehren. Sie kann auch durch experimentelle Eingriffe zur Betätigung dieser Fähigkeit, die als eine allgemeine Grundeigenschaft des lebenden Elementarorganismus im Kap. VIII behandelt wurde, willkürlich veranlaßt werden. Denn wenn z. B. eine Hautstelle durch irgendwelche Eingriffe von genügender Intensität, durch chemische Aetzmittel oder durch hohe Temperaturen, Verbrennung in einen Reizzustand versetzt wird, so werden in ihrem Bereich zahlreiche Zellen, die sonst im Ruhezustand weiter verharrt haben würden, bei mikroskopischer Untersuchung in Teilung angetroffen. In entsprechender Weise verhält sich die Eizelle. Während sie im gewöhnlichen Lauf der Dinge entweder nur durch die Befruchtung oder bei Tieren mit natürlicher Parthenogenese aus uns unbekannten Ursachen zur Teilung und Entwicklung veranlaßt wird, kann sie auch, wie jede andere Zelle, durch künstliche Reize verschiedener Art aus ihrem Ruhezustand herausgerissen werden. Auf die Art des angewandten Reizes kommt es bei der experimentellen Parthenogenese nicht einmal gar so sehr an. Denn die von LOEB und anderen mit Erfolg angewandten chemischen Substanzen sind sehr verschiedenartige; ihre Zahl wird sich gewiß noch erheblich vermehren lassen. Aber auch thermische und mechanische Eingriffe, z. B. Schütteln von Seesterneiern, führen zu dem gleichen Ziel. Es ist also bei einigen niederen wirbellosen Tieren überhaupt nur ein geeigneter Reiz irgendwelcher Art erforderlich, um ihre Eier zu neuer Lebenstätigkeit anzuregen. Schließlich darf nicht übersehen werden, daß bei allen derartigen Versuchen gewöhnlich auch eine mehr oder minder große Schädigung der Eizellen zu beobachten ist. Denn nur ein gewisser Prozentsatz von ihnen beginnt sich zu teilen und bis zu einem etwas älteren Embryonalstadium relativ normal zu entwickeln, andere aber sterben schon nach einer der ersten Teilungen ab, und wieder andere werden zu verkrüppelten und krankhaften Larven, die dann ebenfalls früher oder später absterben.

Wenn der Befruchtungsprozeß in der Verschmelzung zweier cellulärer Organismen besteht, dann sind auch in den feineren, uns zum größten

Digitized by Google

Teil noch verborgenen Eigentümlichkeiten der Zellenorganisation die Bedingungen zu suchen dafür, daß hier Eizellen sich parthenogenetisch, dort nur infolge der Verbindung mit einer Samenzelle zu entwickeln vermögen, daß bald Selbstbefruchtung und Bastardbefruchtung gelingt, bald nicht, daß die Eizellen ein und desselben Individuums sich oft bei Selbst- und Bastardbefruchtung verschieden verhalten, daß der Eintritt von Befruchtungsbedürftigkeit und von Parthenogenese, das Gelingen von Selbst- und Bastardbefruchtung durch äußere Eingriffe oft beeinflußt werden kann, daß das Gedeihen der Zeugungsprodukte von der Art der Befruchtung abhängig ist.

Läßt sich nun darüber eine Vermutung aussprechen, wie die zum Zweck der Befruchtung geeignete Organisation der Geschlechtszellen sein muß? Die Erscheinungen der Selbst- und Bastardbefruchtung verglichen mit der Normalbefruchtung sind wohl imstande, uns wenigstens einen wichtigen Fingerzeig zu geben.

Wie aus den zahlreichen Beobachtungen wohl klar hervorgeht, wird der Erfolg der Befruchtung wesentlich mitbestimmt durch das Verwandtschaftsverhältnis, in welchem die weiblichen und die männlichen Geschlechtszellen zueinander stehen. Sowohl zu nahe, als zu entfernte Verwandtschaft oder, wie wir anstatt dessen wohl richtiger sagen, zu große Aehnlichkeit oder zu große Verschiedenheit der Geschlechtsprodukte beeinträchtigen den Erfolg der Befruchtung. Er wird beeinträchtigt entweder unmittelbar in der Weise, daß sich die Geschlechtszellen gar nicht verbinden, da sie keine geschlechtliche Affinität zueinander äußern, oder mittelbar dadurch, daß das Mischungsprodukt beider, der aus der Befruchtung hervorgehende Keim, nicht ordentlich entwicklungsfähig wird. Letzteres äußert sich bald darin, daß schon nach den ersten Anfangsstadien der Entwicklung der Keim abstirbt, bald darin, daß ein allerdings lebensfähiges, aber schwächliches Produkt entsteht, bald darin, daß das schwächliche Produkt durch Vernichtung seiner Reproduktionsfähigkeit zur Erhaltung der Art nichts taugt. *Unter allen Fällen gedeiht das Zeugungsprodukt am besten, wenn die zeugenden Individuen und infolgedessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Konstitution oder Organisation voneinander verschieden sind.*

Es ist ein großes Verdienst von CHARLES DARWIN (XII), durch ausgedehnte Experimente und Studien uns eine Grundlage für diese Erkenntnis verschafft und sie zuerst klar formuliert zu haben. Ich führe drei Sätze von ihm an: „Kreuzung von Formen, welche unbedeutend verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen sind oder variiert haben, begünstigt Lebenskraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen, während größere Veränderungen oft nachteilig sind". „Der bloße Akt der Kreuzung tut an und für sich nicht gut, sondern das Gute hängt davon ab, daß die Individuen, welche gekreuzt werden, unbedeutend in ihrer Konstitution voneinander verschieden sind, und zwar infolge davon, daß ihre Vorfahren mehrere Generationen hindurch unbedeutend verschiedenen Bedingungen oder dem, was wir spontane Abänderung nennen, ausgesetzt gewesen sind." *Der Nutzen der Befruchtung besteht in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen".*

Die DARWINschen Erfahrungen hat HERBERT SPENCER (I 1876) benutzt, um auf molekularem Gebiete eine Hypothese von dem Wesen

Digitized by Google

der Befruchtung aufzubauen, die als ein vorläufiger Versuch erwähnt zu werden verdient.

Spencer stellt gewissermaßen als ein Axiom den Satz auf, daß die Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen darin besteht, daß „ihre organischen Einheiten (Mizellen) sich einem Gleichgewichtszustand genähert haben“ und daß „ihre gegenseitigen Anziehungen sie verhindern, ihre Anordnung auf die Einwirkung äußerer Kräfte hin leicht zu verändern“. Wäre diese Annahme fester zu begründen, während sie augenblicklich mir nur eine Möglichkeit zu sein scheint, so könnte man wohl ohne Bedenken der Erklärung von Spencer zustimmen: „Der Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung ist, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des annähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Moleküle der elterlichen Organismen angekommen sind“. Denn „wenn eine Gruppe von Einheiten des einen Organismus und eine Gruppe von etwas verschiedenen Einheiten des anderen miteinander vereinigt werden, wird das Streben nach dem Gleichgewichtszustand vermindert, und die vermischten Einheiten werden in den Stand gesetzt sein, ihre Anordnung durch die auf sie einwirkenden Kräfte leichter abändern zu lassen; sie werden soweit in Freiheit gesetzt sein, daß sie nun jener Andersverteilung fähig sind, welche das Wesen der Entwicklung ausmacht“.

In diesem Sinne kann die Befruchtung auch als ein Verjüngungsprozeß betrachtet werden, wenn man sich eines von Bütschli (XI 1876). Maupas (XI 1889) u. a. gebrauchten Ausdruckes bedienen will.

Der Ausspruch von Spencer entzieht sich zurzeit noch einer genaueren wissenschaftlichen Begründung, scheint mir aber als vorläufiger Versuch zur Lösung der außerordentlich schwierigen Frage Beachtung zu verdienen.

Aus dem oben aufgestellten Satz, daß der Befruchtungsprozeß eine Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Einheiten unbedeutend verschiedener Individuen ist, läßt sich noch eine wichtige Folgerung ziehen, welche für die Frage nach den Bedingungen, unter denen die Artbildung im Tier- und Pflanzenreich vor sich geht, von Bedeutung ist.

Wenn die geschlechtliche Zeugung eine Vermischung der Eigenschaften zweier Zellen ist, so muß sie Mittelformen liefern. Sie gleicht Verschiedenheiten aus, indem sie etwas Neues hervorruft, was zwischen den beiden alten Zuständen die Mitte hält; sie schafft zahllose neue Varianten, die aber Verschiedenheiten geringeren Grades darstellen. Weismann (XII 1891) erblickt daher in der Befruchtung eine Einrichtung, durch die ein immer wechselnder Reichtum individueller Gestaltung hervorgerufen werde; ihr Zweck sei, das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittels dessen Selektion (natürliche Auslese) neue Arten hervorbringe.

Indem wir dem ersten Teil dieses Satzes beistimmen, haben wir gegen den zweiten Teil Bedenken. Die durch Befruchtung hervorgerufenen individuellen Verschiedenheiten, welche Gegenstand der natürlichen Auslese werden sollen, können im allgemeinen nur geringfügiger Art sein und laufen stets Gefahr, durch eine der folgenden Mischungen wieder aufgehoben oder abgeschwächt oder in eine andere Richtung gedrängt zu werden. Eine neue Abart kann sich nur bilden, wenn zahlreiche

Digitized by Google

Individuen einer Art nach einer bestimmten Richtung hin variiren, so daß es zu einer Summierung und Verstärkung dieser Eigentümlichkeit kommt, während die anderen Individuen derselben Art, die ihren alten Charakter bewahren oder in einer anderen Richtung variieren, an der geschlechtlichen Vermischung mit ihnen gehindert werden. Ein solcher Prozeß setzt konstant wirkende äußere Faktoren und eine gewisse räumliche Sonderung der Individuen einer Art voraus, von der sich neue Arten abspalten sollen.

Uns scheint daher die geschlechtliche Zeugung auf die Artbildung im entgegengesetzten Sinne, als es Weismann annimmt, einzuwirken. Sie gleicht die Unterschiede, welche durch Einwirkung äußerer Faktoren in den Individuen einer Art hervorgerufen werden, beständig aus, indem sie Mittelformen schafft; sie drängt geradezu dahin, die Art homogen zu machen und in ihrer Besonderheit zu erhalten. Von Bedeutung ist hierbei ferner die sexuelle Affinität, jene rätselhafte Eigenschaft der organischen Substanz, sowohl mit zu gleichartig als auch mit zu fremdartig beschaffener Substanz keine Verbindung oder wenigstens keine gedeihliche Verbindung einzugehen. Denn die Arten und Gattungen werden getrennt erhalten, weil die Geschlechtsprodukte sich wegen ihrer verschiedenartigen Organisation und der damit zusammenhängenden, geringen geschlechtlichen Affinität nicht mit Erfolg vermischen können.

In gleichem Sinne äußern sich Darwin und Spencer. Nach Darwin „spielt die Kreuzung eine sehr wichtige Rolle in der Natur, indem sie die Individuen derselben Species oder Varietät getreu und gleichförmig in ihrem Charakter erhält". Und H. Spencer bemerkt: „In der Species findet vermittels der geschlechtlichen Zeugung eine ununterbrochene Neutralisation jener gegensätzlichen Abweichungen vom Mittelzustande statt, welche in ihren verschiedenen Teilen durch verschiedene Gruppen einwirkender Kräfte verursacht werden; und in gleicher Weise ist es diese rhythmische Erzeugung und Wiederaufhebung solcher gegensätzlichen Abweichungen, welche die Fortdauer des Lebens der Species verbürgt."

Wir beschränken uns auf diese wenigen Sätze, da eine eingehendere Behandlung des Themas uns über die Aufgaben dieses Buches hinausführen würde. Auch habe ich eine Ergänzung zu diesen und anderen allgemeinen Fragen der Biologie in meinem neuerschienenen Werk gegeben: „das Werden der Organismen, zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung" (II. Aufl., Gustav Fischer, Jena 1918).

DREIZEHNTES KAPITEL.

Die Zelle als Anlage eines Organismus.

Schon aus der Fähigkeit der Zelle, auf die verschiedenen äußeren Einwirkungen, auf thermische, optische, chemische oder mechanische Eingriffe in gesetzmäßiger Weise zu reagieren, ferner aus der Fähigkeit, komplizierte chemische Prozesse auszuführen und sehr zahlreiche, mit besonderer Struktur versehene Substanzen zu bilden, müssen wir schließen, daß die Zelle ein hoch zusammengesetzter Körper, aufgebaut aus zahlreichen, kleinsten, verschiedenartigen Teilchen, also selbst ein kleiner Elementarorganismus ist.

Noch mehr wird uns dieser Gedanke aufgedrängt, wenn wir sehen, wie die Ei- und Samenzelle durch ihre Vereinigung die Grundlage bilden für die Entwicklung eines Organismus, welcher im großen und ganzen die Eigenschaften der zeugenden Eltern und oft auch geringfügige, individuelle Züge derselben reproduziert. Wir müssen hieraus schließen, daß in der Ei- und Samenzelle eine Summe von gewiß sehr zahlreichen und in einem streng gesetzmäßigen Zusammenhang stehenden Faktoren enthalten sein muß, welche erforderlich sind, um das Endprodukt des Entwicklungsprozesses mit seinen zahlreichen Eigentümlichkeiten des gröberen Baues und seiner feineren Strukturen und mit allen hierauf beruhenden physiologischen Eigenschaften zustande kommen zu lassen. Unserer Wahrnehmung entziehen sich allerdings diese Faktoren; daß dieselben aber nichts weniger als einfacher Art sein werden, geht schon aus der außerordentlichen Zusammensetzung hervor, welche das Endprodukt der Entwicklung bei den höchsten Organismen erreicht.

In den Geschlechtszellen müssen daher zahlreiche, uns verborgene Eigenschaften und Merkmale, durch deren Vorhandensein die Entstehung des Endprodukts ermöglicht wird, enthalten sein; sie werden gewöhnlich seine A n l a g e n (Gene) genannt. In ihrer Gesamtheit ist der spätere Organismus gewissermaßen vorgebildet oder potentiell gegeben.

Nun gleichen sich auf einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung alle Organismen außerordentlich, insofern sie einfache Zellen sind. Die Eier eines Menschen, eines Nagetieres, eines Wiederkäuers, ja selbst mancher wirbellosen Tiere sind scheinbar sehr wenig voneinander verschieden. Ihre sichtbaren Unterschiede sind außerordentlich viel geringer als die Unterschiede zwischen dem Ei und dem Samenfaden ein und desselben Organismus.

Solche formalen Aehnlichkeiten und formalen Unterschiede haben aber wenig zu bedeuten, wenn wir tiefer auf den Grund der Sache

gehen. Vielmehr ist folgendes zu bedenken. Wenn Mensch, Nagetier, Wiederkäuer und wirbelloses Tier in ihrer Organisation mehr oder minder tiefgreifende, uns äußerlich wahrnehmbare Unterschiede darbieten, so müssen auch die von ihnen abstammenden Geschlechtszellen, sofern sie die Anlagen der sich aus ihnen entwickelnden Geschöpfe darstellen, durch die Beschaffenheit der Anlagen in einer entsprechenden Weise voneinander unterschieden sein; nur liegen hier die unterscheidenden Momente auf einem unserer Wahrnehmung noch verschlossenen Gebiete. Auf der anderen Seite müssen Ei und Samenfaden ein und desselben Organismus, die äußerlich so sehr ungleich aussehen, in ihren wesentlichen Eigenschaften, durch welche die Anlage des ausgebildeten Geschöpfs repräsentiert wird, nur in geringem Grade voneinander abweichen.

Treffend bemerkt Nägeli (I 1884): „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebensogut, wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder voneinander, als im entwickelten Zustande. In dem Hühnerei ist die Species ebenso vollständig enthalten, als im Huhn, und das Hühnerei ist von dem Froschei ebensoweit verschieden, als das Huhn vom Frosch."

Was von den Eiern, gilt nicht minder auch vom Samenfaden, überhaupt von jeder Zelle und jedem Zellenkomplex, welcher, als Spore und Knospe vom Mutterorganismus abgelöst, diesen wieder zu erzeugen imstande ist. Auch sie müssen alle wesentlichen Eigenschaften des Ganzen als Anlagen in einem unserer Wahrnehmung entzogenen Zustand in sich bergen.

Das ursächliche Verhältnis, welches in der soeben kurz angedeuteten Weise zwischen der feineren, für unsere Untersuchungsmittel noch unerforschbaren Organisation der Anlagesubstanz der Keimzellen und den aus ihr entwickelten, vielzelligen Repräsentanten der Art besteht, habe ich als **„das ontogenetische Kausalgesetz"** bezeichnet.

Welche Vorstellungen können wir uns zurzeit von diesen unsichtbaren Eigenschaften der Zellen bilden, durch welche sie die Anlage für einen zusammengesetzten Organismus abgeben? In welchem Verhältnis stehen Anlage und ausgebildeter Zustand zueinander?

Bei der Beantwortung solcher Fragen stehen wir vor den allerschwierigsten Problemen, welche die Lehre vom Leben darbietet. Mit ihnen haben sich Naturforscher und Denker zu den verschiedensten Zeiten beschäftigt und ihre Denkergebnisse in Hypothesen zusammengefaßt, welche die Forschung in manchen Zeiträumen in nachhaltiger Weise beeinflußt haben. Auf die historisch wichtigsten derselben in Kürze einzugehen, dürfte sowohl von allgemeinem Interesse als auch eine passende Einleitung für den Versuch sein, die Anschauungen zusammenzustellen, zu denen die moderne Naturforschung hinleitet.

I. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien.

Zwei bedeutende Theorien haben sich in der Wissenschaft bis in den Anfang unseres Jahrhunderts hinein schroff und unvermittelt gegenüber gestanden, die Theorie der Präformation oder Evolution und die Theorie der Epigenese.

Der Präformationstheorie huldigten viele der Geistesheroen des 17. und 18. Jahrhunderts, Swammerdam, Malpighi und Leeuwenhoek, Haller, Bonnet (XIII 1762) und Spallanzani (vgl. His XIII 1871). Sie waren der Ansicht, daß die Keime in ihrem Bau mit den

Digitized by Google

erwachsenen Organismen auf das vollständigste übereinstimmen und daher von Anfang an die gleichen Organe in derselben Lage und Verbindung wie diese, nur in einem außerordentlich viel kleineren Zustand besitzen sollten. Da es nun aber mit den damaligen Vergrößerungsgläsern nicht möglich war, in den Eiern am Anfang ihrer Entwicklung die vorausgesetzten Organe wirklich zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, daß die einzelnen Teile, wie Nervensystem, Drüsen, Knochen etc. nicht nur in einem sehr kleinen, sondern auch in einem durchsichtigen Zustande vorhanden sein müßten.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuternde Beispiele auf die Entstehung des Schmetterlings aus der Puppe und namentlich auf die Entstehung einer Pflanzenblüte aus ihrer Knospe hin. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits schon alle Blütenteile, wie die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter, eingehüllt werden, wie diese Teile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüte entfalten, wobei alle bis dahin verborgenen Teile enthüllt werden, so sollten auch in der Tierentwicklung die bereits vorhandenen, aber kleinen und durchsichtigen Teile wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden.

Daher der alte Name „Theorie der Evolution oder Entfaltung“, an dessen Stelle man neuerdings die noch zutreffendere und klarere Bezeichnung „Präformationstheorie“ eingeführt hat. Denn das Eigentümliche dieser Lehre ist, daß sich in keinem Augenblick der Entwicklung etwas Neues bildet, vielmehr jeder Teil von Anfang an vorhanden oder präformiert ist, daß also das eigentliche Wesen der Entwicklung, das Werden, in Abrede gestellt wird. „Es gibt kein Werden“, heißt es in den Elementen der Physiologie von Haller: „Kein Teil im Tierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen.“

In schroffem Gegensatz zur Präformationslehre steht die Theorie der Epigenese, welche ihren Hauptvertreter in der Mitte des 18. Jahrhunderts in Casper Friedrich Wolff (XIII 1764) gefunden hat. Derselbe stellte in seiner bahnbrechend gewordenen Doktordissertation „Theoria Generationis“ im Jahre 1759 (deutsche Ausgabe 1764) dem damals allmächtigen Dogma der Präformation den wissenschaftlichen Grundsatz entgegen: was man nicht mit seinen Sinnen wahrnehmen könne, sei auch nicht im Keime präformiert vorhanden. Am Anfang sei der Keim nichts anderes als ein unorganisierter, von den Geschlechtsorganen der Eltern ausgeschiedener Stoff, welcher sich erst infolge der Befruchtung während des Entwicklungsprozesses allmählich organisiere. Aus dem zunächst ungesonderten Keimstoffe ließ Wolff sich die einzelnen Organe des Körpers nacheinander sondern und suchte diesen Prozeß in einzelnen Fällen bereits durch Beobachtung genauer festzustellen. So zeigte er, daß sich bei den Pflanzen aus dem Keimstoff allmählich einzelne Bläschen und Gefäße herausbilden und daß der Darmkanal des Hühnchens sich aus einer blattförmigen Anlage entwickelt.

Indem Wolff an der Hand von genauen Untersuchungen an Stelle vorgefaßter Meinungen der Beobachtung und sinnlichen Wahrnehmung zu ihrem Rechte verhalf, hat er den Grundstein zu dem stolzen Bau gelegt, zu dem sich in unserem Jahrhundert die Entwicklungslehre auf Grund von Beobachtungen allmählich gestaltet hat.

Digitized by Google

Vergleichen wir jetzt beide Theorien prüfend miteinander, so lassen uns beide unbefriedigt. Beide haben ihre Achillesferse, an der sie verwundbar sind.

Was zunächst die Präformationstheorie betrifft, so trug sie einen Angriffspunkt zu einer auf dem Standpunkt der Evolutionisten unlösbaren, wissenschaftlichen Fehde in sich, insofern sich bei den höheren Organismen ein jedes Individuum durch das Zusammenwirken zweier getrennter Geschlechter entwickelt. Als man daher außer dem tierischen Ei später auch mit den Samenfäden durch LEEUWENHOEKS Entdeckung (1677) bekannt geworden war, erhob sich alsbald die lebhaft diskutierte Streitfrage, ob das Ei oder der Samenfaden der vorgebildete Keim sei.

Ein Jahrhundert lang standen sich die feindlichen Schulen der Ovisten und der Animalculisten gegenüber. Wie die Ovisten, SPALLANZANI z. B., das unbefruchtete Ei des Frosches geradezu als ein kleines Fröschchen bezeichneten und den Samen nur ein Reizmittel sein ließen, das die Betätigung des Lebens und das Wachstum anrege, so glaubten Vertreter der Animalculisten bei Zuhilfenahme der damaligen Vergrößerungsgläser die Samenfäden auch wirklich mit einem Kopf, mit Armen und mit Beinen ausgestattet zu sehen. Sie erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden, welcher für das Wachstum des Samenfadens erforderlich sei.

Aber auch außerdem mußte die Präformationstheorie bei einer ins einzelne genauer durchgeführten Durchbildung zu sehr bedenklichen Konsequenzen führen. Eine solche Konsequenz, die auch die Physiologen HALLER und SPALLANZANI nicht glaubten umgehen zu können, ist der Satz, daß in einem Keim auch die Keime für alle späteren Geschöpfe schon angelegt oder eingeschlossen sein müssen. Dieser Satz ist die notwendige Folgerung aus der Tatsache, daß sich die Tiergeschlechter in ununterbrochener Reihenfolge auseinander entwickeln. Die Präformationstheorie hat so aus ihrem Schoße als natürliche Frucht die „Einschachtelungstheorie" erzeugen müssen oder, wie sich BLUMENBACH (XIII 1781) scherzend ausdrückte: die Lehre von den „eingewickelten Keimen". Im Eifer ist man sogar so weit gegangen, zu berechnen, wieviel Menschenkeime im Eierstock der Stammutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sind, wobei man damals auf die Zahl von 200000 Millionen kam (Elemente der Physiologie von HALLER).

Auf der anderen Seite führt aber auch die Theorie der Epigenese in der älteren Fassung bei einer tieferen Durchführung auf Schwierigkeiten. Denn in welcher Weise, so kann man fragen, vermag die Natur mit den uns bekannten Kräften aus einem unorganisierten Stoff in wenigen Tagen oder Wochen einen tierischen Organismus, ähnlich seinen Erzeugern, neu zu bilden? Hierüber vermag keine Lehre, welche den Organismus als eine vollständige Neuzeugung betrachtet, uns eine irgendwie annehmbare, zufriedenstellende Auskunft zu erteilen.

BLUMENBACH (XIII 1781) nahm daher seine Zuflucht zu einem besonderen „Nisus formativus" oder „Bildungstrieb", welcher die ungeformten väterlichen und mütterlichen Zeugungssäfte zur „Formation", d. h. eine bestimmte Gestalt anzunehmen, veranlaßt und auch später dafür sorgt, daß Verstümmelungen wieder ersetzt werden. Aber mit der Annahme eines besonderen Bildungstriebes ist doch nicht viel mehr als ein leeres Wort für eine unbekannte Sache gewonnen.

Digitized by Google

II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien.

Neue Grundlagen für die Aufstellung vervollkommneter Zeugungs- und Vererbungstheorien wurden erst durch die Zellentheorie und ihre weitere Ausbildung von der Mitte des 19. Jahrhunderts an allmählich geschaffen. Diese Grundlagen sind erstens die Erkenntnis, daß Ei und Samenfaden einfache, vom Organismus zum Zweck der Fortpflanzung sich ablösende Zellen, und daß die entwickelten Organismen selbst nichts anderes als geordnete Verbindungen von außerordentlich zahlreichen, mit verschiedenen Aufgaben betrauten Zellen sind, entstanden durch vielmals wiederholte Teilung der befruchteten Eizelle. Eine zweite Grundlage ist die sich immer mehr Bahn brechende Vorstellung, daß die Zelle etwas außerordentlich Kompliziertes, d. h. daß sie selbst ein Elementarorganismus ist. Hierzu gesellt sich drittens die tiefere Erkenntnis des Befruchtungsvorganges, der Kernstruktur und des Kernteilungsprozesses, namentlich der Längsspaltung und Verteilung der Chromosome, die Entdeckung der Verschmelzung des Ei- und Samenkerns, der Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Kernmasse und ihrer Verteilung auf die Tochterzellen, der Einblick in die komplizierten Prozesse der Ei- und Samenreife und der durch sie herbeigeführten Reduktion der Kernsubstanz.

Ein großer Fortschritt von grundlegender Bedeutung ist endlich durch experimentelle Forschungen herbeigeführt worden, welche die Bastardzeugung und die aus ihr entstehenden Produkte zum ersten Male einer genaueren Analyse unterworfen haben. Hier ist ein neuer Weg eröffnet worden, dessen weitere Verfolgung tiefere Einblicke in das Dunkel der Vererbungsgesetze und in das Wesen der Vererbung von der Zukunft erhoffen läßt.

Die neuen Grundlagen einer vervollkommneten Zeugungs- und Entwicklungstheorie werde ich in zwei Abschnitten besprechen mit den Titeln: 1. Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet, die Idioplasmatheorie, 2. Neue Grundlagen auf experimentellem Gebiet, die Mendelschen Regeln und die Radiumversuche.

Erster Abschnitt.

Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet.

Die Idioplasmatheorie.

Die neuen Zeugungstheorien sind vor allen Dingen von Darwin (XIII), von Spencer (I 1876) und Nägeli (I 1884), von mir (XIII 1884—1909) und Strasburger (XIII 1884, 1888), von Weismann (XIII 1883—1891) und de Vries (XIII 1889) ausgearbeitet worden. In ihnen erscheint der schroffe Gegensatz, in welchem sich früher die Theorien der Evolution und der Epigenese einander gegenüberstanden, in vieler Hinsicht vermittelt, so daß sie in einigen Beziehungen als eine Fortbildung evolutionistischer Ansichten, in anderen Beziehungen ebenso gut als eine tiefere Durchführung epigenetischer Ansichten bezeichnet werden können, wie der denkende Leser leicht herausfühlen wird. Von den alten aber unterscheiden sich die neuen Lehren, trotzdem sie nicht mehr als den Namen von Hypothesen verdienen, dadurch, daß sie sich auf einem reichen und wohlgesicherten Schatz zum Teil fundamentaler Tatsachen aufbauen.

Digitized by Google

Es würde mich zu weit führen, wollte ich hier eine gesonderte Darstellung der Ansichten der obengenannten Forscher geben, die trotz mancher Uebereinstimmung in wesentlichen Dingen und Einzelheiten doch wieder weit auseinandergehen. Ich werde mich daher auf eine kurze Wiedergabe dessen, was mir die Quintessenz der modernen Zeugungs- und Entwicklungstheorien zu sein scheint, beschränken.

Alle die zahlreichen Eigenschaften, welche in dem entwickelten Organismus wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten, die ihn charakterisierenden Merkmale sind in den Geschlechtsprodukten als Anlagen (Gene) enthalten. Der Komplex der Anlagen kann als die Erbmasse, welche die Erzeuger auf ihr Kind übertragen, oder mit dem von Nägeli eingeführten Wort **„Idioplasma“** bezeichnet werden. Jede Zeugung und jeder Entwicklungsprozeß ist daher keine Neubildung, keine Epigenesis, sondern eine Umbildung, eine Verwandlung von Anlagen oder von einer mit potentiellen Kräften ausgestatteten Substanz in einen ausgebildeten Organismus, der seinerseits wieder Erbmasse erzeugt, ähnlich der Erbmasse, aus der er selbst hervorgegangen ist.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, welche Vorstellung wir uns von dem Aufbau der Erbmasse aus Anlagen machen können, so ist von vornherein zu betonen, daß der Biologe zurzeit noch nicht in der Lage ist, eine Hypothese auszuarbeiten, welche sich der Hypothese des Chemikers und Physikers von den Atomen und Molekülen an die Seite stellen ließe.

Wir bewegen uns bei Erörterung derartiger Fragen auf einem noch sehr dunklen Gebiet, etwa wie die Naturforscher des vorigen Jahrhunderts, als sie für den tierischen Körper einen Aufbau aus Elementareinheiten nachzuweisen versuchten. Naturgemäß wird die Gefahr, auf Abwege zu geraten, um so größer werden, je mehr man beim Ausbau einer solchen Hypothese auf das Spezielle einzugehen versucht.

Die meisten Forscher, welche über das Problem der Vererbung tiefer nachgedacht haben, stellen sich vor, daß die Erbmasse sich in kleinste Stoffteilchen zerlegen läßt, welche in ihr in großer Zahl und verschiedener Qualität enthalten sind. Sie sind je nach ihrer verschiedenen stofflichen Natur die Träger besonderer Eigenschaften und rufen durch direkte Wirkung oder durch verschiedenartig kombiniertes Zusammenwirken die unzähligen, morphologischen und physiologischen Merkmale hervor, welche wir an der Organismenwelt wahrnehmen. Sie lassen sich, um mich zweier Bilder zu bedienen, einmal den Buchstaben des Alphabets vergleichen, die gering an Zahl, doch durch ihre verschiedene Kombination Wörter und durch Kombination von Wörtern wieder Sätze von verschiedenartigstem Sinn bilden. Oder sie sind den Tönen vergleichbar, durch deren zeitliche Aufeinanderfolge und gleichzeitige Kombination sich zahllose Harmonien erzeugen lassen.

Nach Nägeli, dem sich de Vries anschließt, sind „die Merkmale, Organe, Einrichtungen, Funktionen, die alle uns nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, in der Erbmasse in ihre wirklichen Elemente zerlegt“.

Schon in einem früheren Kapitel waren wir auf einem anderen Wege bei der Besprechung der Elementarstruktur der Zelle zur Annahme von kleinsten elementaren Lebenseinheiten der Zelle geführt

worden (p. 58—61). Wir hatten ihnen dort den Namen Bioblasten gegeben und ihnen zwei fundamentale allgemeine Lebenseigenschaften zugeschrieben: 1. das Vermögen, durch Assimilation von Stoffen und Umwandlung in eigene Substanz zu wachsen, und 2. das Vermögen, sich durch Selbstteilung zu vermehren. Dieselben zwei Fundamentaleigenschaften lebender Substanz werden auch „den wirklichen Elementen der Erbmasse", für welche wir im folgenden den Namen **„Gene"** gebrauchen wollen, beigelegt werden müssen.

Auf dem so ungemein schwierigen Gebiet der Vererbungslehre können leicht Mißverständnisse und Unklarheiten entstehen. Ich betone daher noch einmal, was ich im Eingang schon vorausgeschickt habe, daß wir zurzeit völlig außerstande sind, anzugeben, in welcher Weise irgendein Merkmal durch seine wirklichen Elemente oder durch elementare Anlagen in der Erbmasse vertreten ist. Das Wort „Anlage" (Gen) ist ein sehr unbestimmter Begriff, mit welchem sich bei unrichtigem Gebrauch nur zu leicht Verwirrung anrichten läßt. Denn genau genommen bezeichnet man mit dem Wort Anlage in der Vererbungslehre doch nicht mehr als die unbekannte, in der Beschaffenheit der Erbmasse gelegene Ursache oder den unbekannten Grund für eine Erscheinung, welche im Verlauf des Entwicklungsprozesses in einer bestimmten Organisation des Entwicklungsproduktes mit Gesetzmäßigkeit zutage tritt.

So berechtigt es nun auch auf der einen Seite zu sein scheint, den unbekannten Grund in der materiellen Beschaffenheit der Erbmasse zu suchen, so willkürlich und darum fehlerhaft würde es sein, zu glauben, daß er dann nur auf der Anwesenheit eines bestimmten materiellen Teilchens, eines besonderen Gens, Bioblasten, Determinanten, Biophoren etc. beruhen könne; kann doch der Grund ebensogut auch entweder in der besonderen Stellung eines Gens im System der übrigen, oder in einer besonderen Kombination zweier oder mehrerer von ihnen zu einem enger zusammengehörigen Komplex, überhaupt also in dem, was man als die Konfiguration des materiellen Systems oder einzelner seiner zusammengesetzten Teile bezeichnen kann, gegeben sein. Und schließlich ist bei alledem auch nicht zu vergessen, daß während der Entwicklung fortwährend äußere Faktoren oder die in der so reichgestalteten Umwelt gegebenen Bedingungen in den Prozeß meist gesetzmäßig eingreifen. (Innerer und äußerer Grund der Entwicklung.)

Wenn ich zur Veranschaulichung des Gedankens wieder auf das eben gebrauchte Bild zurückkomme, so kann der Grund für den veränderten Sinn eines Satzes entweder in dem Fehlen oder in der Versetzung eines einzelnen Buchstabens oder in dem Einfügen eines anderen Wortes oder in der neuen Stellung eines Wortes in dem Satzgefüge etc. gegeben sein. Wie wichtig diese Ueberlegung ist, wird in einem späteren Abschnitt, der über die Mendelschen Vererbungsgesetze handelt, noch ausführlich dargelegt werden. Dort soll auch auf die experimentell gewonnenen neuen, höchst wichtigen Tatsachen eingegangen werden, die unseren Einblick in die Konstitution des Idioplasma in ganz ungeahnter Weise vertieft haben, indem sie das Vorhandensein von gewissen elementaren Erbeinheiten, von der Mendel-Forschung als Gene bezeichnet, wahrscheinlich machen.

Digitized by Google

Wenn also Merkmale und Bildungen, wie Chlorophyll oder Blumenfarbstoff, Gerbsäure oder ätherische Oele, glatter oder gesägter Blattrand, Muskel- oder Nervensubstanzen, Seh- oder Riechzellen etc. von ausgebildeten Organismen mit Konstanz auf ihre Nachkommen vererbt werden, so liegt gewiß der Grund hierfür oder die Anlage in der besonderen materiellen Beschaffenheit ihrer weiblichen und männlichen Keimzellen; zu ihrer Verwirklichung aber bedarf sie noch der äußeren oder der realisierenden Faktoren. Mehr läßt sich zurzeit nicht sagen. Gewiß wäre es ein großer Fortschritt in der Vererbungslehre, wenn der Forscher den Begriff Anlage durch den Begriff „elementare Erbeinheit, welche dann in der Erbmasse durch ihr besonderes Gen repräsentiert würde, ersetzen, also die Anlage in ihre letzten Elemente gleichsam zerlegen könnte; aber von diesem idealen Ziele einer rationellen Vererbungslehre ist der Biologe — wir wollen es nur offen gestehen — so weit entfernt, daß es ihm fast unerreichbar erscheinen könnte. Ihm gegenüber befindet sich der Chemiker in einer viel glücklicheren Lage; denn er kann Atomelemente und aus ihrer Zusammensetzung entstandene Moleküle unterscheiden, die unzähligen anorganischen und organischen Verbindungen aus ihren Elementen herleiten und ihre Zusammensetzung in Strukturformeln versinnbildlichen. Der Chemiker verfügt aber auch über viel einfachere Methoden der Analyse und Synthese; er kann die chemischen Körper und die aus ihrer Zerlegung erhaltenen Produkte wägen und messen und so zu zahlenmäßig feststellbaren Gesetzmäßigkeiten vordringen. Dem Biologen fehlen hierfür leider noch, trotz der neuen, vielversprechenden Forschungswege, welche durch Mendel und seine Nachfolger in der Vererbungslehre mit so reichem Erfolge eingeschlagen worden sind, doch die entsprechenden und gleichwertigen Methoden exakter Forschung. Ersinnen lassen sich aber solche schwierigen Verhältnisse stofflicher Organisation nicht, wie es Weismann in seiner Architektur des Keimplasma versucht hat[1]).

Indem ich diese Einschränkungen mache, erblicke ich in den obigen, hauptsächlich im Anschluß an Nägeli entwickelten Gedankengängen eine logische Grundlage für eine molekularphysiologische Zeugungs- und Vererbungstheorie. Es wird Sache der zukünftigen Forschung sein, durch Beobachtung und Experiment Beweismaterial für die Richtigkeit der einzelnen Annahmen herbeizuschaffen und dadurch das Gedankengebäude mit sinnlich wahrnehmbaren und daher der Beobachtung und dem Experiment zugänglichen Verhältnissen in Beziehung zu setzen. Ebenso wie der physiologische Gedanke von dem Aufbau der Organismenwelt aus Elementareinheiten und von der darauf begründeten Uebereinstimmung in der Struktur der Pflanzen und Tiere einen realen Inhalt in dem Erfahrungsschatz der Zellen- und Protoplasmatheorie gewonnen hat, so muß ein entsprechender Zustand auch für die Vererbungstheorie erstrebt werden. Mehrere Versuche sind auch bereits in dieser Richtung gemacht worden. Sie knüpfen an die bei der Befruchtung der Tiere, Pflanzen und Infusorien beobachteten Erscheinungen an.

1) Ausführlicher habe ich mich mit dem so wichtigen und zeitgemäßen Problem der Vererbung im XII. und XIII. Kapitel meines Buches „vom Werden der Organismen" beschäftigt und habe dort eine historische Darstellung vom Problem der Vererbung (Kap. XII, p. 491—520) und eine kritische Erörterung des gegenwärtigen Standes des Vererbungsproblems (Kap. XIII, p. 521—584) gegeben.

Digitized by Google

Der Kern als Träger der erblichen Anlagen.

STRASBURGER und ich haben, veranlaßt durch das Studium des Befruchtungsprozesses und daran angeknüpfte theoretische Erwägungen, die Hypothese aufgestellt, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind; wir haben der Kernsubstanz dadurch eine vom Protoplasma verschiedene Aufgabe zuerteilt. Kurze Zeit vorher war schon NÄGELI (I 1884) lediglich auf Grund logischer Erwägungen zu der Annahme geführt worden, in den Geschlechtszellen zwei ihrem Wesen nach verschiedene Arten von Protoplasma zu unterscheiden: eine Art, welche in genau gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in großen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprozesse abspielen. Die erste bezeichnete er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Für die erste nimmt er ein festeres Gefüge mit gesetzmäßiger Verbindung der Micellen (vgl. p. 56), für die zweite einen größeren Wasserreichtum und eine mehr lockere Aneinanderfügung der Micellen an. Das Idioplasma läßt er als ein feines Netzwerk im ganzen Zellkörper verbreitet sein.

Wer überhaupt die logische Berechtigung für die Annahme eines besonderen Idioplasma zugibt, wird sich dem jetzt genauer zu begründenden Gedankengang, daß die Kernsubstanz das Idioplasma sei, nicht entziehen können. Auch hat diese Theorie den nicht zu unterschätzenden Vorzug, daß sie der logischen Konstruktion von NÄGELI, die als solche der Beobachtung unzugänglich und daher nicht fortbildungsfähig, also auf die Dauer unfruchtbar ist, einen realen Inhalt gegeben hat; sie hat sie dadurch in das Bereich der Beobachtung und weiterer wissenschaftlicher Diskussion hineingezogen, sie also fruchtbar gemacht.

Für die Hypothese, daß der Kern der hauptsächliche Träger der erblichen Anlagen ist, lassen sich drei Gesichtspunkte geltend machen.

1) Die Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse.

2) Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.

3) Die Verhütung der Summierung der Erbmasse.

1. Die Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse.

Es ist ein als Wahrheit sich von selbst aufdrängender und daher gleichsam als Axiom verwertbarer Gedanke, daß Ei- und Samenzelle zwei einander entsprechende Einheiten sind, von denen eine jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist und jede daher gleich viel Erbmasse dem Kind überliefert. Das Kind ist im allgemeinen ein Mischprodukt seiner beiden Eltern; es empfängt von Vater und Mutter gleiche Mengen von Teilchen, welche Träger der vererbbaren Eigenschaften sind (Gene oder Bioblasten).

Nun gleichen sich aber nur bei den allerniedrigsten Organismen die Geschlechtszellen in ihrer Größe und stofflichen Zusammensetzung; bei den höheren Organismen bieten sie in beiden Beziehungen die gewaltigsten Unterschiede dar, so daß in extremen Fällen ein tierischer Samenfaden kaum den hundertmillionsten Teil eines Eies oder sogar noch viel weniger ausmacht. Es ist wohl nicht denkbar, daß die Träger

Digitized by Google

der Anlagen, die a priori nach Zahl und Eigenschaften als gleichwertig angenommen worden sind, derartige Differenzen in ihrem Volum darbieten können. Dagegen erklärt sich die Tatsache, daß zwei an Masse ganz verschiedene Zellen die gleiche Vererbungspotenz besitzen, in sehr einfacher Weise durch die Annahme, daß in ihnen Substanzen von sehr verschiedenem Wert für die Vererbung, idioplasmatische und nicht-idioplasmatische, nebeneinander enthalten sind.

Hieraus erwächst für uns die Aufgabe, im Ei und Samenfaden das Idioplasma aufzusuchen und von den übrigen Substanzen zu sondern.

Zunächst wird von vornherein kein Zweifel darüber bestehen, daß die im Ei eingeschlossenen Reservestoffe, Fettkügelchen, Dotterplättchen etc. in die Kategorie der für die Vererbung unwirksamen Keimstoffe zu rechnen sind. Wenn wir von denselben aber auch ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwertig hinsichtlich der Menge ihrer übrigen Bestandteile. Denn auch das Protoplasma einer großen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse außerordentlich viel mehr als die Gesamtsubstanz eines Samenfadens; es entspricht daher gleichfalls nicht der oben aufgestellten Bedingung. Nur bei einem Teil der Ei- und Samenzelle wird die Bedingung erfüllt, und dieser Teil ist ihre Kernsubstanz.

Das Studium der Befruchtungserscheinungen im Tier- und Pflanzenreich liefert hierfür die untrüglichsten Beweise. Wie im elften Kapitel beschrieben wurde, besteht das Wesen des Befruchtungsprozesses darin, daß ein vom Samenfaden und ein von der Eizelle abstammender Kern, ein Samenkern und ein Eikern, sich zusammenlegen und zu einem Keimkern verschmelzen, von dem in weiterer Folge durch vielmals wiederholte Teilprozesse alle Kerne des entwickelten Organismus abstammen. Bei den Infusorien legen sich sogar zwei Individuen nur vorübergehend aneinander, um die Wanderkerne auszutauschen, welche darauf mit den stationären Kernen der Paarlinge verschmelzen.

Wie die genaueste Beobachtung zeigt, liefern Ei- und Samenkern völlig gleichwertige Stoffmengen zur Bildung des Keimkerns. Hierfür sprechen in unwiderleglicher Weise die Beobachtungen van Benedens (VIII 1883) über den Befruchtungsprozeß von Ascaris megalocephala (vgl. p. 297).

Wir ziehen somit aus den Tatsachen der Befruchtungslehre den wichtigen Schluß:

Da bei der Befruchtung die Kernsubstanzen (Chromatin) die einzigen an Masse äquivalenten Stoffe sind, die sich zu einer neuen Anlage, dem Keimkern, vereinigen, so entsprechen sie am meisten dem von Nägeli aufgestellten Begriff des Idioplasma; sie müssen daher in erster Reihe als die von den Eltern auf das Kind übertragenen Erbmassen angesehen werden.

2. Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.

Eine gleichmäßige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse zwischen den Deszendenten der Eizelle wird durch zahlreiche Tatsachen der Zeugung und Regeneration unumgänglich verlangt: zuerst durch die einfache Tatsache, daß jeder Organismus wieder zahlreiche Ei- oder

Digitized by Google

Samenzellen hervorbringt, die wieder dieselbe Erbmasse in der gleichen Menge enthalten, wie die Geschlechtszellen, aus denen er selbst entstanden ist.

Zweitens wird diese Annahme notwendig gemacht durch die Beobachtung, daß bei vielen Pflanzen und ebenso auch bei vielen niederen Tieren fast jeder kleinste Zellenkomplex des Körpers imstande ist, das Ganze aus sich zu reproduzieren.

Wird das Moospflänzchen Funaria hygrometrica zu einem feinen Brei zerhackt, so läßt sich auf feuchter Erde wieder ein ganzes Moospflänzchen aus jedem kleinsten Fragment züchten. Die Süßwasserhydra läßt sich in kleine Stückchen zerschneiden, von denen sich jedes wieder zu einer ganzen Hydra mit allen ihren Eigenschaften umbildet. Bei einem Baum können sich an den verschiedensten Stellen durch Wucherung vegetativer Zellen Knospen bilden, die zu einem Sproß auswachsen, der, vom Ganzen abgetrennt und in Erde verpflanzt, sich bewurzelt und zu einem vollständigen Baum wird. Bei Cölenteraten, manchen Würmern und Tunicaten ist die ungeschlechtliche Vermehrung auf vegetativem Wege eine ähnliche, da fast an jeder Stelle des Körpers eine Knospe entstehen und zu einem neuen Individuum werden kann. Bei Bougainvillea ramosa z. B. entwickeln sich neue Individuen nicht nur als Seitenzweige des Hydroidenstöckchens, sondern auch aus Stolonen, die wurzelartig sich auf irgendeiner Unterlage ausbreiten und zur Befestigung des Stöckchens dienen.

Drittens zeigen viele Vorgänge der Regeneration oder Wiedererzeugung verloren gegangener Teile, daß in der Zelle außer den Eigenschaften, die bei der Gewebebildung offenbar werden, auch noch andere latente Eigenschaften schlummern, welche durch abnorme Bedingungen zur Entfaltung gebracht werden können.

Ein abgeschnittener und ins Wasser gestellter Weidenzweig entwickelt wurzelbildende Zellen an seinem unteren Ende, und so wird hier von Zellen, die im Plane des ursprünglichen Ganzen eine sehr abweichende Funktion zu erfüllen hatten, eine den neuen Bedingungen entsprechende Aufgabe übernommen, ein Beweis, daß die Anlage dazu in ihnen gegeben war. Und so können sich umgekehrt auch aus abgeschnittenen Wurzeln Laubsprosse bilden, die dann zu ihrer Zeit selbst männliche und weibliche Geschlechtsprodukte hervorbringen. In diesem Fall stammen also direkt aus Zellbestandteilen einer Wurzel Geschlechtszellen ab, die als solche wieder zur Reproduktion des Ganzen dienen.

Aus diesen und ähnlichen Erscheinungen, die in einem späteren Abschnitt noch genauer erörtert werden sollen, können wir schließen, daß bei Pflanzen und bei niederen Tieren alle vom Ei abstammenden Zellen in gleichen Verhältnissen Erbmasse enthalten. Diese muß daher vor jeder Teilung in den Zellen sich durch Wachstum auf das Doppelte vermehren. Alle Gene oder Bioblasten der Erbmasse müssen sich teilen und müssen dann in qualitativ und quantitativ gleichen Beträgen auf die Tochterzellen übertragen werden.

Denselben Gesichtspunkt hat Nägeli entwickelt (I 1884, p. 521), indem er erklärt: „Das Idioplasma zerfällt, indem es sich fortwährend im entsprechenden Maße vermehrt, bei den Zellteilungen, durch welche der Organismus wächst, in ebensoviel Partien, die den einzelnen Zellen zukommen.“ Daher ist „jede Zelle des Organismus idioplasmatisch befähigt, zum Keim für ein neues Individuum zu werden. Ob diese Be-

fähigung sich verwirklichen kann, hängt von der Beschaffenheit des Ernährungsplasmas ab."

Wenn wir von diesem zweiten Gesichtspunkte aus die Lebensprozesse überblicken, so kann es wohl wiederum keinem Zweifel unterliegen, daß von allen uns bekannten Bestandteilen der Zelle die Kernsubstanz allein allen geltend gemachten Bedingungen, und zwar in vollem Maße, genügt.

Ueberall bei Pflanzen und Tieren zeichnet sich der Kern durch eine überraschende Gleichförmigkeit aus: Wenn wir von einzelnen Ausnahmen absehen, die eine besondere Erklärung erheischen, zeigt er uns bei Untersuchung einer Organismenart fast immer nahezu dieselbe Form und Größe, während das Protoplasma an Masse größerem Wechsel unterworfen ist. In einer Endothelzelle, einem Muskel- oder Sehnenkörperchen, ist der Kern nahezu ebenso beschaffen und ebenso substanzreich, wie in einer Epidermis-, einer Leber- oder Knorpelzelle, während in dem einen Falle das Protoplasma nur noch in Spuren nachweisbar, im anderen reichlicher vorhanden ist.

Aber wichtiger als dies sind die so auffälligen, komplizierten Erscheinungen des Kernteilungsprozesses, die im Lichte unserer Theorie erst eine tiefere Bedeutung gewinnen und dem Verständnis erschlossen werden. Wie schon auf p. 225 bei der Frage nach der Bedeutung der Karyokinese auseinandergesetzt wurde, hat die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen, aneinander gereihten Chromiolen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbierung der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Verteilung auf die Tochterkerne offenbar keinen anderen Zweck, als die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften zu zerlegen und den Tochterzellen zuzuteilen.

Bei der Bedeutung der Kernsubstanz als Erbmasse begreift es sich auch, warum sie den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels, wie sie sich im Protoplasma abspielen, mehr entzogen und zum besseren Schutz in so auffälliger Weise in ein mit besonderer Membran versehenes Bläschen eingeschlossen worden ist.

Von den Gegnern der Idioplasmakerntheorie ist häufig als Einwand geltend gemacht worden, daß kein Grund vorliege, dem Kern vor dem Plasma einen Vorzug einzuräumen, da die im Mittelstück und kontraktilen Faden der Spermie enthaltene protoplasmatische Substanz sich bei der Befruchtung doch auch dem Eiplasma beimische und sich vermehren und auf alle Tochterzellen verteilen könne, wenn dies auch noch nicht direkt beobachtet worden ist. Der Einwand ist jetzt hinfällig geworden. In einer wichtigen, mit zuverlässigen Methoden ausgeführten Untersuchung der Befruchtung des Seeigeleies hat Meves (XIII 1912) festgestellt, daß das aus Chondriosomen entstandene Mittelstück des Samenfadens sich nach seinem Eindringen im Ei unverändert erhält und während der ersten Teilung nur in eine der beiden Tochterzellen gerät. Während also die Kernsubstanz äquivalent auf alle Tochterzellen verteilt wird, ist dies ganz sicher bei den übrigen Bestandteilen des Samenfadens nicht der Fall. Schon jetzt steht nach der zuverlässigen Beobachtung von Meves, der selbst das Gegenteil erwartet hatte und beweisen wollte, fest, daß wenigstens die Hälfte aller Zellen der Seeigellarve vom Mittelstück keine Substanz besitzt. Es erscheint aber auch sehr fraglich, ob überhaupt bei den Deszendenten der Tochterzelle, welche das Mittelstück erhalten hat, eine gleichmäßige Verteilung desselben stattfindet. Vorderhand erscheint dieses jedenfalls sehr unwahr-

Digitized by Google

scheinlich. Hoffentlich werden auch über diesen Punkt die weiter fortgesetzten Untersuchungen von MEVES bald die erwünschte Aufklärung bringen.

Die interessante Entdeckung von MEVES findet übrigens, worauf er selbst hinweist, eine Ergänzung in zwei Angaben von VAN DER STRICHT (XIII 1909) und von LAMS (XIII 1910). Der eine hat am Ei der Fledermaus, der andere am Ei des Meerschweinchens nachgewiesen, daß der Schwanz des Samenfadens noch längere Zeit nach der Befruchtung bestehen bleibt und bei der ersten Teilung gleichfalls nur einer der beiden ersten Tochterzellen zugeteilt wird. In meinen Augen sind diese drei Beobachtungen, denen sich jetzt, wo die Aufmerksamkeit auf die Frage gerichtet ist, wohl bald ähnliche anreihen werden, ein weiterer wichtiger Beweis dafür, daß die Bedeutung eines Idioplasma nur der Kernsubstanz zukommen kann.

3. Die Verhütung der Summierung der Erbmassen.

Als ein sehr wichtiges Moment in der Beweisführung betrachte ich den dritten Punkt, nämlich die Verhütung der Summierung der Erbmasse bei der geschlechtlichen Zeugung.

Infolge des Wesens des Kernteilungsprozesses erhält jede Zelle dieselbe Quantität Kernsubstanz wie die befruchtete Eizelle A. Wenn daher zwei ihrer Deszendenten sich später wieder als Geschlechtszellen vereinigen würden, so müßte das Zeugungsprodukt B die doppelte Kernmasse erhalten als die Zelle A besaß, die uns zum Ausgang diente. Würde dann eine neue Kopulation in der dritten Generation erfolgen, so müßte C wieder die doppelte Kernmasse von B oder die vierfache von A erhalten. So würde bei jeder neuen Zeugung durch den Befruchtungsprozeß die Kernmasse in geometrischer Progression anwachsen. Ein solches Anwachsen muß daher in der Natur durch irgendeinen Vorgang in besonderer Weise verhindert werden.

Dieselbe Betrachtung ist auf das Idioplasma anwendbar, wenn es in voller Masse auf jede Zelle vererbt und jedesmal durch den Befruchtungsakt verdoppelt werden würde. An und für sich würde zwar dadurch seine Natur nicht verändert werden. Denn anstatt zweimal, würden alle einzelnen Anlagen viermal, achtmal und noch mehr vertreten sein. So würde bei Zunahme der Quantität die Qualität immer dieselbe bleiben. Aber es liegt auf der Hand, daß die Massenzunahme nicht eine unbegrenzte sein kann. Auch NÄGELI und besonders WEISMANN haben diese Schwierigkeit hervorgehoben und nach einer Erklärung gesucht.

„Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung“, bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasma sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, daß sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoid Platz fänden. Es ist also durchaus notwendig, daß bei der digenen Fortpflanzung die Vereinigung der elterlichen Idioplasmakörper erfolge, ohne eine den vereinigten Massen entsprechende, dauernde Vergrößerung dieser materiellen Systeme zu verursachen.“ NÄGELI sucht diese Schwierigkeit durch die Annahme zu beseitigen, daß das Idioplasma aus Strängen bestehe, die er in besonderer Weise so miteinander verschmelzen läßt, daß der Querschnitt des Verschmelzungsproduktes derselbe wie im einfachen Faden bleibt, dagegen eine Zunahme in der Länge erfolgt (NÄGELI I 1884, p. 224).

Digitized by Google

Namentlich aber hat sich WEISMANN (XIII 1885—91) mit dem hier aufgeworfenen Problem eingehend beschäftigt und darzutun versucht, daß eine Summierung der Erbmasse durch einen Reduktionsprozeß verhütet werde, durch welchen die Erbmasse jedesmal vor der Befruchtung auf die Hälfte verkleinert werde. Er hält die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduktion so sicher begründet, „daß die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müßten, wenn sie in den von ihm so gedeuteten Tatsachen noch nicht enthalten sein sollten".

WEISMANN ist allerdings zu dieser Forderung durch Anschauungen über die Natur des Idioplasma geführt worden, welche sich mit den hier entwickelten nicht decken. Sie sind von ihm als **Ahnenplasmatheorie** zusammengefaßt worden, auf deren wesentliche Gesichtspunkte ich später zurückkommen werde.

Es führen also die Untersuchungen des Befruchtungsprozesses und der Kernteilung einerseits, logische Erwägungen über die Verschmelzung zweier Erbmassen und ihre Verteilung auf die Zellen andererseits zu derselben Forderung, daß eine Summierung dort der Kernsubstanz, hier der Erbmassen verhindert werden müsse. Die Uebereinstimmung spricht gewiß in hohem Maße für die Annahme, daß die Kernsubstanz selbst die gesuchte Erbmasse ist, zumal wenn sich bei der Kernverschmelzung Vorgänge nachweisen lassen, durch welche in recht auffälliger Weise der als notwendig erkannten Forderung entsprochen wird.

Um zu verhüten, daß durch die Addition zweier an Masse gleichwertiger Teile das Produkt an Masse nicht mehr beträgt, als einer der Teile für sich, kann man a priori wohl nur zwei Wege einschlagen. Entweder man halbiert vorher die zu verbindenden Teile, oder man halbiert das durch die Verbindung erhaltene Produkt. Die Natur scheint sich beider Verfahren beim Befruchtungsprozeß bedient zu haben.

Das eine Verfahren findet sich bei phanerogamen Pflanzen und bei Tieren durchgeführt. Bei der Reife der männlichen und der weiblichen Geschlechtsprodukte wird durch den auf p. 298—307 ausführlich beschriebenen Prozeß der Reduktionsteilung die Kernmasse der Ei- und Sammenmutterzelle auf 4 Enkelzellen so verteilt, daß jede von ihnen nur noch die halbe Kernmasse einer gewöhnlichen Zelle und in entsprechender Weise auch nur die halbe Zahl von Kernsegmenten erhält.

Das zweite Verfahren sehe ich bei dem Befruchtungsprozeß von Closterium und anderen niederen Organismenarten verwirklicht. Hier teilt sich nach den Beobachtungen von KLEBAHN (XI 1890) der durch Verschmelzung zweier unreduzierter Kerne entstandene Keimkern sofort zweimal hintereinander, wie bei der Bildung der Polzellen, ohne in ein Ruhestadium einzutreten. Von den 4 bläschenförmigen Kernen gehen 2 zugrunde, so daß jede Teilhälfte der Mutterzelle nur **einen** Kern enthält, der anstatt die Hälfte, wie bei einer Normalteilung, nur ein Viertel der Substanz des Keimkerns besitzt. (Siehe die Darstellung und Abbildung auf p. 346—348.)

Wenn nach unserer Annahme Kernmasse und Erbmasse ein und dasselbe sind, so würde sich aus dem Prozeß der Reduktionsteilung die Folgerung notwendig ergeben, daß die Erbmasse bis zu einem gewissen Grade teilbar ist, ohne ihre Eigenschaft, aus sich das Ganze zu reproduzieren, zu verlieren. Es fragt sich, inwieweit sich diese Auffassung rechtfertigen läßt.

Digitized by Google

Weismann und ich, welche beide die Notwendigkeit einer Massenreduktion betonen, sind hierbei zu verschiedenen Auffassungen gekommen.

In seiner Ahnenplasmatheorie geht Weismann von der Voraussetzung aus, daß in der Erbmasse sich die väterlichen und die mütterlichen Anteile getrennt erhalten und Einheiten bilden, die er Ahnenplasmen nennt. Für dieselben nimmt er einen sehr verwickelten Bau und eine Zusammensetzung aus ungemein zahlreichen, biologischen Einheiten an. Bei jeder neuen Befruchtung kommen nun immer zahlreichere Ahnenplasmen zusammen. Wenn wir uns an den Anfang des ganzen Befruchtungsprozesses zurückversetzen, so müssen schon bei der zehnten Generation 1024 verschiedene Ahnenplasmen in die Zusammensetzung der Erbmasse eingegangen sein. Damit aber die Gesamtmasse der letzteren bei jeder Befruchtung nicht auf das Doppelte anwachse, läßt Weismann auf den Anfangsstufen des Befruchtungsprozesses die Ahnenplasmen teilbar sein und jedesmal auf die Hälfte verkleinert der folgenden Generation überliefert werden. „Zuletzt aber muß einmal", so wird weiter gefolgert, „eine Grenze dieser steten Verkleinerung der Ahnenplasmen erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nötig ist, damit alle ‚Anlagen' des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat."

Von diesem Zeitpunkt an, der übrigens bei niederen, sich rasch vermehrenden Organismen in wenigen Jahren erreicht sein würde, müßte infolge der nicht mehr möglichen Verkleinerung der Ahnenplasmen wieder eine Summierung der Erbmassen durch jede neue Befruchtung herbeigeführt werden, wenn nicht eine neue Einrichtung getroffen würde. Eine solche findet Weismann darin, daß jetzt bei der Reife der Geschlechtsprodukte vor der Befruchtung jedesmal die Hälfte der Ahnenplasmen aus der Erbmasse ausgestoßen werde (Polzellenbildung). An Stelle der Teilbarkeit der einzelnen Ahnenplasmen tritt also von dem Zeitpunkt an, wo sie zu nicht mehr teilbaren Einheiten geworden sind, die Teilbarkeit der Zahl der Ahnenplasmen.

So gestaltet sich nach den Annahmen von Weismann die Erbmasse zu einem außerordentlich komplizierten Mosaikwerk, zusammengesetzt aus zahllosen, ihrer Natur nach unteilbaren und mit anderen nicht mischbaren Einheiten, den Ahnenplasmen, von denen jedes wieder zusammengesetzt ist aus zahlreichen Anlagen, die zur Hervorbringung eines vollständigen Individuums notwendig sind.

Demnach würde jede Erbmasse ihrer Zusammensetzung nach zahllose Individuen aus sich hervorbringen müssen, wenn jedes Ahnenplasma aktiv werden könnte. Das Wesen des Befruchtungsvorganges gestaltet sich zu einer Eliminierung und Neuersetzung von Ahnenplasmen. Eine weitere Konsequenz der Ahnenplasmatheorie ist die Häufung gleichwertiger Anlagen in der Erbmasse. Denn als Glieder einer Art sind die zeugenden Individuen einander in ihren Eigenschaften, von geringen individuellen Nüancen abgesehen, wesentlich gleich. Alle Ahnenplasmen müssen daher wesentlich dieselben Anlagen enthalten. Dieselben Anlagen werden in der Erbmasse so vielmals vertreten sein, als die Zahl der Ahnenplasmen beträgt, wobei die meisten einander gleich sind, einige diese oder jene Nuance darbieten. Alle diese gleichartigen oder nuancierten Anlagen aber würden in keiner direkten Beziehung zueinander stehen, da sie bei der angenommenen Unteilbarkeit der Ahnenplasmen integrierende Bestandteile derselben bleiben müssen.

Digitized by Google

Durch die Ahnenplasmatheorie von Weismann wird die Frage der Vererbung anstatt vereinfacht, kompliziert gemacht, und dies lediglich der Annahme zuliebe, daß die väterlichen und die mütterlichen Erbmassen nicht miteinander mischbar seien.

Ich sehe ein Verdienst der Weismannschen Konstruktion darin, gezeigt zu haben, zu welchen Schwierigkeiten gerade diese Annahme führt. Sie ist aber völlig überflüssig; weder Nägeli noch de Vries machen sie, setzen vielmehr eine Mischbarkeit der in den zwei Erbmassen enthaltenen Einheiten voraus. Auch ich ziehe vor, mir den Prozeß erblicher Uebertragung so vorzustellen, daß die Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft sich nach der Befruchtung nicht als zwei getrennte unveränderliche Idioplasmakomplexe forterhalten, sondern sich in irgendeiner Weise zu einer Mischanlage durch Verkoppelung gleichwertiger korrespondierender Bioblasten (Gene), also durch Bildung von „Anlagenpaaren" vereinigen.

Wie läßt sich dann bei dieser Voraussetzung die durch die geschlechtlichen Zeugungsakte bedingte Summierung der Erbmasse verhüten? Ich glaube, daß sich nicht die geringste Schwierigkeit erhebt, wenn wir außer der gewöhnlichen Teilbarkeit, die durch das Wachstum und die in seiner Folge eintretende Selbstteilung der Bioblasten veranlaßt wird, noch eine zweite Möglichkeit annehmen, die ganze Erbmasse in zwei Hälften zu zerlegen, die sich im wesentlichen gleichen oder nur durch kleinere Varianten voneinander unterschieden sind. Es brauchen ja nur die Anlagenpaare, die sich infolge der Befruchtung durch Verkoppelung gleichwertiger korrespondierender Bioblasten in der Erbmasse zu irgendeiner Zeit und in irgendeiner Weise gebildet haben, wieder getrennt und auseinandergeführt zu werden, um Platz für neues Idioplasma einer folgenden Befruchtung zu schaffen, ohne daß es durch sie zu einer Summation der Erbmasse kommt. Dann ist aber eine Reduktion, ohne die Natur des Idioplasma selbst wesentlich zu verändern, selbstverständlicherweise möglich in der Art, wie sie bei der Reife der Geschlechtsprodukte beobachtet wird. Bei dieser Auffassung, die in den Mendelschen Experimenten eine Stütze findet und bei ihrer Besprechung noch einmal erörtert werden wird (p. 433 und 440), sind weitere komplizierte Hilfshypothesen überflüssig.

Um die sogenannten Rückschläge bei der Vererbung zu erklären, kommt man auch ohne die Annahme von Ahnenplasmen aus; denn wie wir später sehen werden, können sich Anlagen latent erhalten.

Die Entfaltung der Anlagen.

Wenn wir eine besondere Anlagesubstanz oder Idioplasma in der Zelle unterscheiden, so bleibt zu untersuchen, in welcher Weise sie wirksam wird und die spezifischen Eigenschaften oder den Charakter einer Zelle bestimmt.

Da wir später auf die Frage noch ausführlicher eingehen werden, so sei vorläufig nur hervorgehoben, daß, um die Sache verständlicher zu machen, sich uns zwei Hypothesen darbieten, eine dynamische und eine materielle; die eine ist von Nägeli (I 1884), die andere von de Vries (XIII 1889) entwickelt worden.

Nägeli läßt, um die spezifische Wirksamkeit des Idioplasma in der Zelle zu erklären, „jeweilen eine bestimmte Micellgruppe oder einen

Digitized by Google

Komplex von solchen Gruppen tätig werden", d. h. „in bestimmte Spannungs- und Bewegungszustände geraten", und er läßt „diese lokale Erregung durch dynamische Einwirkung und durch Uebertragung eigentümlicher Schwingungszustände bis auf eine mikroskopisch sehr geringe Entfernung die chemischen und plastischen Prozesse beherrschen". „Es erzeugt weicheres Ernährungsplasma oft in tausendfacher Menge, und mit Hilfe desselben bewirkt es die Bildung von nicht albuminartigem Baumaterial, von leimgebenden, elastischen, hornartigen, zelluloseartigen Substanzen usw., und es gibt diesem Baumaterial die gewünschte plastische Gestalt." „Welche Micellgruppe des Idioplasma während der Ontogenese in Erregung gerate, hängt von der Konfiguration desselben, von den vorausgegangenen Erregungen und von der Stelle im individuellen Organismus ab, an welcher sich das Idioplasma befindet."

Anstatt der dynamischen Hypothese nimmt de Vries (XIII 1889) eine Beeinflussung des Zellcharakters auf materiellem Wege an. Er denkt sich, daß in der Anlagesubstanz, während die meisten Bioblasten oder „Pangene" (de Vries) inaktiv bleiben, einige in Wirksamkeit treten, wachsen und sich vermehren. Dabei wandert ein Teil von ihnen aus dem Kern in das Protoplasma aus, um hier ihr Wachstum und ihre Vermehrung in einer der Funktion entsprechenden Weise fortzusetzen. Das Verlassen des Kerns kann aber stets nur derart geschehen, daß alle Arten von Bioblasten in ihm vertreten bleiben.

Die Hypothese von de Vries scheint uns zurzeit die einfachere Erklärung zu sein und sich manchen Erscheinungen besser anzupassen. So sind z. B., wie früher beschrieben wurde, in der Pflanzenzelle als Träger einer spezifischen Funktion besondere Stärkebildner, Chromatophoren und Chlorophyllkörner vorhanden, die selbständig wachsen und sich vermehren und bei jeder Zellteilung von einer auf die andere Zelle mit übergehen. Sie würden aktiv gewordene Bioblasten sein, die sich im Protoplasma vermehrt und zu größeren Einheiten verbunden haben, während sie außerdem noch im Kern, in der Anlagesubstanz, inaktiv vertreten sind. de Vries nennt dies „Erblichkeit außerhalb der Zellkerne".

Durch die Hypothese der „intracellulären Pangenesis" wird der scharfe Gegensatz, der anscheinend durch die Idioplasmatheorie zwischen Kernsubstanz und Protoplasma geschaffen worden ist, ausgeglichen, ohne daß dabei der Grundcharakter der Theorie aufgehoben wird; es wird ferner der Weg gezeigt, wie eine Zelle die Gesamtheit der Eigenschaften des ganzen zusammengesetzten Organismus als Anlagen (Gene) latent enthalten und dabei doch spezifisch funktionieren kann.

Die Ueberlieferung eines Merkmals und seine Entwicklung sind, wie de Vries mit Recht hervorhebt, verschiedene Vermögen. Die Ueberlieferung ist die Funktion des Kernes, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasma. Im Kerne sind alle Arten von Anlagen des betreffenden Individuums vertreten; — daher ist er das Vererbungsorgan kat' exochen; — das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im wesentlichen nur die Anlagen (Gene), welche in ihr zur Tätigkeit gelangen sollen und in einer entsprechenden Weise außerordentlich vermehrt sein können.

Wir haben daher zwei Arten der Vermehrung der Gene zu unterscheiden, eine auf die Gesamtheit sich erstreckende, die zur Kernteilung und zur gleichmäßigen Verteilung auf die beiden Tochterzellen

führt, und eine gewissermaßen funktionelle Vermehrung, welche nur die in Aktion tretenden Bioblasten betrifft, auch mit stofflichen Veränderungen derselben verbunden sein wird und sich besonders außerhalb des Kerns im Protoplasma abspielt.

Schon früher (p. 58) wurde von uns die Hypothese ausgesprochen, daß, wie der Kern, auch das Protoplasma aus zahlreichen kleinen, durch ihre chemische Zusammensetzung unterschiedenen Stoffteilchen aufgebaut ist, welche das Vermögen besitzen, Stoff zu assimilieren, zu wachsen und sich durch Selbstteilung zu vermehren. (Omne granulum e granulo, wie sich ALTMANN ausdrückt.)

Die vom Idioplasma des Kerns abstammenden, gleichsam aktiv gewordenen Bioblasten würden wieder den Ausgangspunkt für die zahlreichen Plasmaprodukte der Zelle bilden, indem sie je nach ihrer spezifischen Natur diese oder jene anderen Stoffe an sich binden; es könnten z. B. gewisse Arten von ihnen durch Verbindung mit Kohlenhydraten die Zellulosehaut oder durch Verbindung mit Stärke die Amylumkörner erzeugen; sie könnten demnach als Zellhautbildner und Stärkebildner bezeichnet werden.

So lassen sich die verschiedensten Vorgänge im Zellenleben von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus als Lebensprozesse kleinster, organisierter, sich selbständig vermehrender, verschiedenartiger Stoffteilchen erfassen, die im Kern, im Protoplasma und im organisierten Plasmaprodukt in verschiedenen Phasen ihrer Lebenstätigkeit vertreten sind.

WIESNER hat seine hiermit übereinstimmende Auffassung in den Sätzen zusammengefaßt: „Es ist eine durch den Entwicklungsgang der neuen Forschung uns förmlich aufgenötigte Aufgabe, daß das Protoplasma noch andere teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe". Durch ihre Teilung „wird das Wachstum vermittelt" und, „an sie sind alle Vorgänge des Lebens innerhalb des Organismus geknüpft". „Sie sind also als die wahren Elementarorgane des Lebens zu betrachten."

Zweiter Abschnitt.

Neue Grundlagen auf experimentellem Gebiet.

a) Ein experimenteller, durch Bestrahlung der männlichen und weiblichen Keimzellen geführter Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen.

Wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, ruft Bestrahlung der männlichen und weiblichen Keimzellen mit Radium und Mesothorium allmählich im Verlauf des Entwicklungsprozesses hervortretende Störungen hervor, deren Größe in einer gewissen Proportion zu der Stärke des angewandten Präparates und der Dauer seiner Einwirkung steht. Daher bezeichnete ich bereits früher den Entwicklungsprozeß als ein außerordentlich feines Reagens für die Beurteilung der auf die Keimzellen ausgeübten Radiumwirkung. Bei Versuchen, die an Rana fusca und anderen Amphibien von OSCAR und GÜNTHER HERTWIG vorgenommen wurden, sind Ergebnisse gewonnen worden, die sich als eine experimentelle Beweisführung zugunsten der Idioplasmakernhypothese verwerten lassen.

Da die in Entwicklung tretenden Keime der Wirbeltiere aus der Verschmelzung zweier Komponenten, der Ei- und Samenzelle, hervor-

Digitized by Google

gegangen sind, können vier verschiedene Arten von Experimenten bei der Bestrahlung ausgeführt werden. Zur bequemeren Verständigung sind sie als A-, B-, C- und D-Serie bezeichnet worden. In der A-Serie wird die Bestrahlung nach der Vereinigung von Ei- und Samenfaden während des Beginns der Zweiteilung des befruchteten Keimes vorgenommen. In der B-Serie wird die Samenzelle allein bestrahlt und zur Befruchtung eines unbestrahlten, also normalen Eies verwandt. Die C-Serie liefert das Gegenstück hierzu, indem jetzt umgekehrt die Eizelle

Fig. 342. Fig. 343.

Fig. 342 und 343. **5 Tage alte Radiumlarve** (Fig. 342) **und zugehörige gleichaltrige Kontrolle** (Fig. 343). Nach O. Hertwig. Das Ei von Fig. 342 wurde mit Samenfäden befruchtet, die 50 Minuten mit Radium bestrahlt worden waren.

vor der Befruchtung bestrahlt und mit normalen Samenfäden befruchtet wird. In der D-Serie werden beide Komponenten für sich bestrahlt und dann durch Vornahme der Befruchtung untereinander verbunden. Im allgemeinen betrachtet, äußern sich die durch Radiumstrahlung hervorgerufenen Abweichungen vom normalen Entwicklungsprozeß in einer Verlangsamung der Zellteilungen und in dem verspäteten Eintritt einzelner Gestaltungsprozesse, bei höheren Graden der Radiumwirkung in einem mehr oder minder frühen Stillstand der Entwicklung am 2., 3., 4. oder 5. Tage, mit einer ausgesprochenen Tendenz der Zellen zum Zerfall; daher schließt sich denn auch stets an den Stillstand der Entwicklung bald der Tod des Keimes an. Aber auch bei längerer Dauer der Entwicklung stellen sich mannigfache Abweichungen von der Norm in der Bildungsweise der Organe ein, von denen nur wenige eine Ausnahme machen. Wir erwähnen den mehr oder minder gestörten Verlauf der Gastrulation mit seinen Folgeerscheinungen, wie der Spina bifida, die pathologische Entwicklung des Zentralnervensystems, z. B. Anencephalie, ferner mangelhafte Ausbildung des Herzens, der Gefäße und des Blutes, Verkümmerung der Kiemen, Geschwulstbildungen in manchen Bezirken der Haut (Fig. 344), Bauchwassersucht, Zwergbildung der Larven (Fig. 342 und 343) usw. Was aber für die jetzt zu entscheidende Frage ganz besonders ins Gewicht fällt, es liefert die Bestrahlung bei Verwendung desselben Radiumpräparates und bei gleicher Zeitdauer sehr verschiedene Ergebnisse, je nachdem es sich um Versuche der A-, B- oder C-Serie handelt. In der A-Serie ist die Schädigung

Fig. 344. Schnitt durch die Bauchhaut mit zottigen Exkreszenzen einer 7 Tage alten Froschlarve. Sie stammt von einem Ei, das vor der Befruchtung 2 Stunden mit Radium und dann mit unbestrahltem Samen befruchtet worden ist. C-Serie. Nach Günther Hertwig.

eine viel erheblichere als in den beiden anderen. So entwickeln sich z. B. unter den gleichen Versuchsbedingungen Eier, wenn sie mit einem Präparat von 7,4 mg reinen Radiumbromids während einer Stunde bestrahlt werden, nur bis zum Stadium der Keimblase, um dann abzusterben und zu verfallen; in der C-Serie dagegen geht die Entwicklung noch über diese Zeit Tage und selbst eine Woche lang weiter, und es entstehen Larven, die zwar mehr oder minder stark pathologisch, aber doch imstande sind, alle Organe, Nervenrohr, Sinnesorgane, Chorda, Muskelsegmente, Herz, Vorniere, Kiemen, Haftnäpfe etc., zu bilden. Man muß daher sagen, daß in der C-Serie das bestrahlte Ei durch die Befruchtung mit einem gesunden Samenfaden in einer sehr erstaunlichen Weise aufgefrischt und verjüngt wird; denn durch ihn erhält es wieder das verlorene Vermögen, sich unter Ausbildung aller Organe weiter zu entwickeln. Erstaunlich ist diese Wirkung, wenn man den geradezu enormen Unterschied zwischen der bestrahlten und der nicht bestrahlten Substanzmasse berücksichtigt. Denn der winzige Samenfaden ist, wenn wir uns eines Vergleiches bedienen wollen, im Verhältnis zum großen Froschei eine so verschwindend kleine Substanzmenge, wie ein einzelnes Weizenkorn in einem mehrere Zentner schweren, mit Weizenkörnern gefüllten Sack. Daher kann es auch nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß der Samenfaden aus einer sehr wirkungsvollen Subztanz bestehen muß, wenn er die Schädigung der Radiumbestrahlung in der millionenfachen größeren Masse des Eies in so hohem Grade zu überwinden vermag. Seine Wirkung hört aber sofort auf, wenn er ebenfalls bestrahlt worden ist; daher denn die Ergebnisse in der A- und D-Serie ganz genau übereinstimmen.

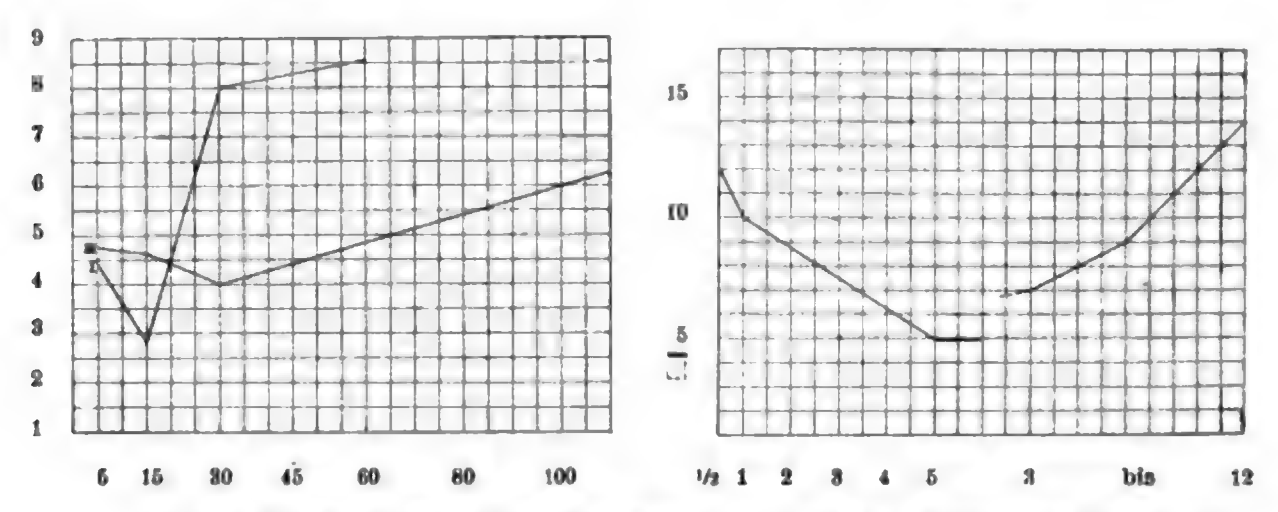
In ebenso überraschender Weise tritt die Wirksamkeit der Substanz des Samenfadens in der B-Serie hervor. Denn ein von Haus aus gesundes Ei wird durch die Befruchtung mit einem bestrahlten Samenfaden in demselben Grade radiumkrank gemacht, wie in der C-Serie ein bestrahltes, aber normal befruchtetes Ei. Es macht also im Endergebnis keinen bemerkenswerten Unterschied aus, ob das Ei vor der Befruchtung bestrahlt und mit einem gesunden Samenfaden befruchtet, oder ob umgekehrt das gesunde Ei mit einem bestrahlten Samenfaden befruchtet wurde. Beide Keimzellen verhalten sich daher in bezug auf ihre Fähigkeit, die Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt zu übertragen und auf den Verlauf des Entwicklungsprozesses dadurch einzuwirken, als durchaus gleichwertige Faktoren.

Durch einen Vergleich der B- mit der C-Serie geht wohl zunächst das eine klar hervor, daß irgendwelche Veränderungen, die eventuell durch die Bestrahlung im Protoplasma und im Nahrungsdotter hervorgerufen worden sind, nicht der Faktor sein können, auf den sich die Radiumkrankheit des Entwicklungsproduktes zurückführen läßt. Denn dann müßte ja die Entwicklung in der C-Serie vieltausendmal schlechter als in der B-Serie ausfallen. Wie sollte unter diesen Umständen in der C-Serie die gesunde Substanz des Samenfadens überhaupt nur zur Wirkung gelangen können, da sie Protoplasma- und Nahrungsdotter so gut wie gar nicht besitzt und ihre geringe Menge eine so homöopathische Dosis ist, daß sie sich bei ihrer Verteilung im Ei wie ein Tropfen im Meer spurlos verlieren würde.

Dagegen bietet sich für alle in den Experimenten beobachteten Verhältnisse sofort eine einfache Erklärung durch die Annahme dar, daß die Kernsubstanzen, deren Aequivalenz in den weiblichen und männ-

lichen Keimzellen eine feststehende Tatsache ist, durch die Radiumstrahlen verändert werden und dadurch die eigentümlichen Erscheinungen in ihrer großen Mannigfaltigkeit beim Entwicklungsprozeß verursachen. Die unverhältnismäßig große Wirkung, die ein kleiner Samenfaden ausübt, hat durchaus nichts Wunderbares mehr, wenn man berücksichtigt, daß die im Samenkern enthaltene Substanz das Vermögen besitzt, im Ei zu wachsen und sich auf dem Wege der Karyokinese periodisch zu vermehren. Denn die Fähigkeit des Chromatins zur Vermehrung und Teilung wird, solange die Radiumbestrahlung ein bestimmtes Maß der Intensität und Dauer nicht übersteigt, nicht zerstört. Durch Wachstum und Teilung wird daher die radiumkranke Substanz des Samenkerns schließlich im gesamten Eiinhalt verteilt und jeder Embryonalzelle zugeführt; es wird so ohne weiteres verständlich, daß sie, trotzdem sie nur eine homöopathische Dosis im bestrahlten Samenfaden darstellt,

Fig. 345. Fig. 346.



Die zwei Kurven auf der Figur 345 zeigen, wie lange sich Froscheier, die vor der Befruchtung 5 oder 15 oder 30 Minuten, 1 oder 2 oder mehr Stunden mit Radium I bzw. III bestrahlt und dann mit unbestrahlten Samenfäden befruchtet worden sind, im Durchschnitt entwickelt haben. Die Dauer der Bestrahlung ist als Abszisse, die Länge der durchschnittlichen Entwicklungsdauer bis zur Konservierung als Ordinate genommen. Die Dauer der Bestrahlung ist in Minuten (5, 15, 45. 60, 80, 100), die Länge der Entwicklung in Tagen (1—9) angegeben. Bei Kurve 1 ist ein Radiumpräparat I von 7,4 mg reines Radiumbromid, bei Kurve III ein Radiumpräparat III von 2,0 mg reines Radiumbromid benutzt worden. Nach Günther Hertwig.

Die Fig. 346 gibt den Anfangs- und den Endabschnitt einer zusammengehörigen Kurve von der Entwicklung von Froscheiern, die mit Samenfäden befruchtet wurden, die $^1/_2$, 1 bis 5 Minuten oder 3 bis 12 Stunden mit Mesothorium von einer Aktivität von 55 mg bzw. 30 g reines Radiumbromid bestrahlt worden waren. Die Dauer der Bestrahlung der Samenfäden ist als Abszisse, die Länge der durchschnittlichen Entwicklungsdauer der Eier als Ordinate genommen. Im linksstehenden Abschnitt der Kurve ist die Dauer der Bestrahlung in Minuten ($^1/_2$, 1 bis 5), im rechtsstehenden Abschnitt der Kurve in Stunden (3 bis 12) angegeben; die Dauer der Entwicklung ist für beide Abschnitte der Kurve in Tagen (5 bis 15) angegeben. Nach O. Hertwig.

schließlich die mehr als tausendmal größere Masse des Eies im Entwicklungsprozeß vergiftet. Sie wirkt, wenn ich mich eines früher gebrauchten, die Sachlage gut aufklärenden Vergleiches bediene, wie ein Contagium vivum, wie ein Bakterium, wenn es im tierischen Körper eine Infektionskrankheit verursacht. Ein einzelner Milzbrandbacillus, durch eine Wunde in den menschlichen Körper eingeführt, ist ein sehr harmloser Eindringling, solange er sich nicht vermehrt. Auch wenn er einem

Digitized by Google

allergiftigsten Stamm angehört, kann er durch seine chemischen Eigenschaften allein auch nicht die geringste Krankheit hervorrufen, solange er vereinzelt bleibt; dagegen vernichtet er in wenigen Tagen das Leben, wenn er in rapider Vermehrung eine Nachkommenschaft erzeugt hat, welche mit dem Blute alle Organe und Gewebe des erkrankten Tieres überschwemmt.

Bei unserer Annahme wird aber nicht nur die große Wirkung des bestrahlten Samenfadens auf das gesunde Ei, sondern ebenso der gleiche Ausfall der Ergebnisse von der B- und C-Serie erklärt. In dem einen wie in dem anderen Experiment besteht ja der bei der Befruchtung aus Amphimixis hervorgegangene Keimkern aus je einer Komponente gesunder und einer Komponente radiumkranker Substanz, welche zusammen den Verlauf der Entwicklung bestimmen. Ob hierbei die gesunde oder die radiumkranke Substanz vom Ei- oder Samenkern abstammt, kann doch wohl für den Ausfall des Entwicklungsproduktes keinen großen Unterschied ausmachen.

Einen noch viel schlagenderen Beweis für die Richtigkeit der oben aufgestellten Ansicht liefern die Experimente der A-, B- und C-Serie, wenn sie in größerer Anzahl entweder mit schwächeren und stärkeren Präparaten oder bei Verwendung des gleichen Präparates mit verschiedener Dauer der Bestrahlung ausgeführt werden. Für die A-Serie ergibt sich hierbei die leicht verständliche Regel: Die Bestrahlung des befruchteten Eies während des ersten Furchungsstadiums schädigt die Entwicklung um so mehr und bringt sie um so früher zum Stillstand, je stärker das verwandte Radiumpräparat und die Dauer seiner Einwirkung ist.

Dagegen liefert die verschieden starke und verschieden lange Bestrahlung in der B- und C-Serie ein viel komplizierteres und ein viel merkwürdigeres Ergebnis, das sich unter dem Bilde einer abfallenden, dann aber wieder aufsteigenden Kurve darstellen läßt (s. Fig. 345 und 346).

Nur der abfallende Teil der Kurve entspricht der für die A-Serie gültigen Regel; dann aber gestaltet sich von einem Tiefpunkt der Kurve an die Entwicklungsfähigkeit des Eies bei weiterer Steigerung der Radiumwirkung auf eine der beiden Komponenten in der B- und C-Serie in ganz auffälliger Weise besser, so daß die Larven ein Alter von 2, 3 Wochen und mehr erreichen und alle Organe: Zentralnervensystem, Auge, Ohr, Skelett, Muskulatur in wesentlich normaler Weise ausbilden. Nur ihre geringere Größe (Fig. 347) im Vergleich zur normalen Larve (Fig. 348), eine fast nie fehlende Bauchwassersucht und ein lähmungsartiger Zustand deuten auch dann noch deutlich auf ihre Abstammung von einem radiumkranken Keime hin.

Zur Erklärung des scheinbaren Widerspruchs, der darin liegt, daß bei fortgesetzter Steigerung der Radiumwirkung, also bei Verstärkung der krankmachenden Ursache, der abfallende Teil der Kurve schließlich wieder in eine steil aufsteigende Richtung übergeht, daß also die Entwicklung, anstatt weiter verschlechtert zu werden, im Gegenteil viel besser wird, ist folgendes biologische Moment zu berücksichtigen. Es besteht in bezug auf die Kernsubstanz ein sehr wichtiger Unterschied zwischen der A-Serie einerseits und der B- und C-Serie andererseits. In der A-Serie wird die gesamte Kernsubstanz des befruchteten Eies entsprechend der Dauer und Intensität der Be-

Digitized by Google

strahlung weniger oder stärker radiumkrank gemacht. In der B- und C-Serie dagegen setzt sich die Kernsubstanz aus einer normalen und einer radiumkranken Komponente zusammen, da entweder nur der Kern des Samenfadens oder des unbefruchteten Eies bestrahlt worden ist. Daher wird von dem Zusammenwirken beider daß Maß der Entwicklungsfähigkeit des Eies bestimmt. Jedenfalls handelt es sich hier um einen komplizierteren Prozeß als in der A-Serie. Dieser findet in der Eigentümlichkeit der Kurvenbildung in der B- und C-Serie einen für uns wahrnehmbaren Ausdruck und ist in folgender Weise leicht zu erklären:

Solange die bestrahlte Kernsubstanz noch die Fähigkeit besitzt, wie die gesunde zu wachsen und sich durch Karyokinese in Teilhälften zu zerlegen, wird sie beim Furchungsprozeß auch allen Embryonalzellen als Beigabe zur gesunden Kernsubstanz überliefert werden. Unter diesem Verhältnis wird die Schädigung der Embryonalzellen wachsen, je mehr die bestrahlte Hälfte der Kernsubstanz, entsprechend der

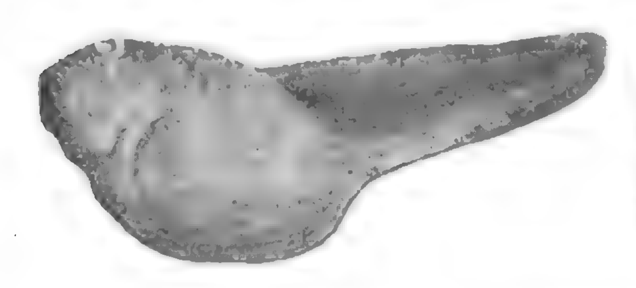


Fig. 347. 12 Tage alte Radiumlarve. Das Ei wurde von Samenfäden befruchtet, die 12 Stunden lang mit Radium I (Aktivität von 7,5 reines Radiumbromid) bestrahlt worden waren. Nach O. HERTWIG.

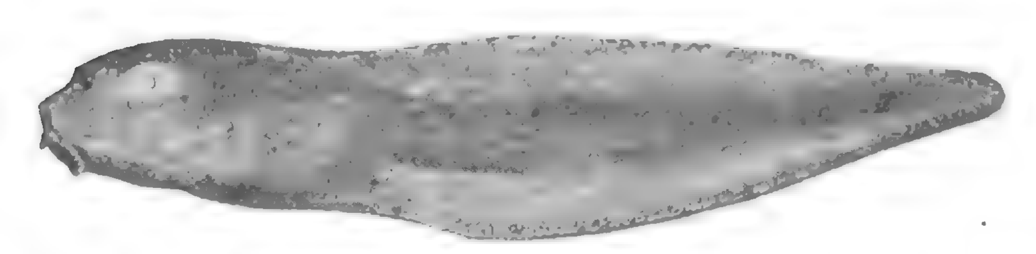


Fig. 348. Die zu Fig. 347 zugehörige, gleichalterige Kontrollarve. Nach O. HERTWIG.

Intensität und Dauer der Bestrahlung, radiumkrank geworden ist. So erklärt sich der absteigende Teil der Kurve in prinzipiell derselben Weise wie in der A-Serie.

Nun ist es aber auch eine feststehende Tatsache, daß bei größerer Steigerung der Radiumwirkung die Kernsubstanz schließlich so verändert und geschädigt wird, daß Wachstum und Teilbarkeit äußerst verlangsamt und schließlich ganz aufgehoben werden. Der Beweis hierfür ist durch Bestrahlung der für solche Untersuchungen besonders geeigneten Kernteilungsfiguren von Ascaris megalocephala und durch Experimente mit Seeigeleiern (s. p. 371) direkt geführt worden. Von diesem Punkt an schaltet sich die radiumkranke Kernsubstanz als schädigendes Agens gewissermaßen von selbst aus dem Verlauf der Entwicklung aus, wie ein Contagium vivum, das durch ärztliche Eingriffe oder durch Selbsthilfe des Körpers, durch Schutzstoffe, durch Phagocyten etc. bei gewissen Krankheiten unschädlich gemacht wird. Der Vergleich läßt sich noch weiter durchführen. Denn wie bei Vernichtung der Infektionserreger die bis zu einem Höhepunkt gelangte Krankheit in mehr oder minder vollkommene Heilung übergeht, so verbessert sich auch in unserem Falle die Entwicklung in der B- und C-Serie. Befreit von

Digitized by Google

der kranken und teilungsunfähig gewordenen, bestrahlten Kernsubstanz, kann jetzt die noch vorhandene gesunde Hälfte, die in der B-Serie vom Eikern, in der C-Serie vom Samenkern abstammt, ungehemmter in Aktion treten und die Eientwicklung wieder günstiger gestalten. Eine Entwicklung aber, bei welcher die Teilung der Eizelle von Kernen besorgt wird, die entweder nur mütterliches oder nur väterliches Chromatin enthalten, ist eingeschlechtlich oder, wenn die Entwicklung von einer Eizelle ausgeht, parthenogenetisch.

Nach diesen Ausführungen läßt sich das Schlußergebnis unserer Betrachtung dahin zusammenfassen, daß sich der bei extremen Radiumwirkungen zu beobachtende aufsteigende Teil der Kurve aus einer parthenogenetischen Entwicklung erklärt, hervorgerufen durch eine frühzeitige, teilweise oder vollständige Elimination des erkrankten, bestrahlten Chromatins. Es handelt sich also bei dem eigentümlichen Verlauf der Experimente in der B- und C-Serie gewissermaßen um eine Sanierung der Embryonalzellen dadurch, daß ihren Kernen das bestrahlte Chromatin nicht mehr beigemischt wird, weil es durch zu intensive Bestrahlung seine Vermehrungs- und Teilfähigkeit verloren hat. Mit einem Wort: Um die eigentümlichen Ergebnisse der B- und C-Serie zu verstehen, muß man berücksichtigen, daß hier zwei Chromatinarten, eine gesunde und eine kranke, nebeneinander vorhanden sind und daß das bestrahlte Chromatin die Entwicklung nur so lange intensiver schädigen kann, als es sich vermehrt und auf alle Embryonalzellen als Contagium vivum übertragen wird (absteigender Teil der Kurve), daß dagegen das gesunde Chromatin in der Entwicklung um so mehr zur Geltung kommt, je früher das kranke bei höheren Graden der Bestrahlung unwirksam gemacht wird. (Aufsteigender Teil der Kurve.)

Daß ein so auffälliges und kompliziertes Verhältnis wie die Kurvenbildung in der B- und C-Serie durch unsere Theorie, nach welcher die Kernsubstanz durch die Radiumstrahlung in erster Linie geschädigt wird, überhaupt erklärt werden kann, ist wohl der beste Beweis für ihre Richtigkeit.

b) Ein weiterer Beweis durch experimentelle Veränderung der Kernplasmarelation in der bastardierten Eizelle.

Ein anderer Weg, die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen nachzuweisen, ist von Herbst und Boveri mit Erfolg eingeschlagen worden. Das Kreuzungsprodukt der beiden Seeigelarten Sphaerechinus ♀ × Strongylocentrotus ♂ trägt schon als Pluteus gemischte väterliche und mütterliche Larvencharaktere besonders deutlich an seinem Kalkskelett zur Schau; jedoch ist der Ausbildungsgrad der Mischcharaktere erheblichen Schwankungen unterworfen, so daß mitunter fast rein mütterlich oder rein väterlich aussehende Bastardlarven entstehen. Aeußere Einflüsse, wie die Temperatur, innere Faktoren, wie z. B. der Reifegrad der Gameten nach Köhler, spielen bei der größeren Mutter- oder Vaterähnlichkeit der Bastarde eine Rolle, ohne daß wir jedoch den Zusammenhang klar übersehen. Herbst stellte sich nun die Aufgabe, festzustellen, ob quantitative Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen des Eies die Vererbungsrichtung zu verschieben imstande seien, und suchte so die Frage zu lösen, inwieweit der Kern oder das Plasma rein quantitativ an der Uebertragung der spezifisch mütterlichen Eigenschaften beteiligt ist.

Als Ausnahmebefund trifft man ab und zu beim Seeigel unter vielen hundert Eiern auch einige Eier, die durch ihre besondere Größe sich

Digitized by Google

auszeichnen. Wie HERBST und sein Schüler BIERENS DE HAAN festgestellt haben, enthalten diese Rieseneier sowohl die doppelte Menge an Eiplasma wie an Kernsubstanz im Vergleich zu den gewöhnlichen, normal großen Eiern. Wahrscheinlich sind sie durch Verschmelzung zweier Eizellen zu einer Riesenzelle entstanden. Als HERBST nun diese Rieseneier von Sphaerechinus mit Strongylocentrotussamen bastardierte, fand er, daß die aus ihnen sich entwickelnden Bastardplutei erheblich mutterähnlicher waren als diejenigen aus normalen Eiern desselben Weibchens. Hieraus läßt sich der Schluß ziehen, daß das Vererbungssubstrat bei Echiniden quantitativ wirkt, d. h. um so stärker, je mehr die Quantität an Eisubstanz die Spermasubstanz übertrifft. Zu diesem Ergebnis kam auch BOVERI, der gleichzeitig mit HERBST Rieseneier bastardierte; er konnte aber weiter den Beweis erbringen, daß quantitative Veränderung des Eiplasma allein keine Verschiebung der Vererbungsrichtung zur Folge hat, indem er normale Eier und solche Eier, bei denen es durch Schütteln zu einer Abschnürung und damit zu einem Verlust von Eiplasma gekommen war, bastardierte und die Vererbungsrichtung durch den Plasmaverlust nicht beeinflußt fand. Wenn demnach die bastardierten Rieseneier trotzdem deutlich mutterähnlichere Plutei liefern, so kann nicht die quantitative Veränderung des Eiplasma, sondern allein die Vermehrung der Eikernsubstanz die Ursache hierfür sein.

In seinen zahlreichen Vererbungsstudien hat HERBST nun auch direkt positiv den Beweis erbringen können, daß die größere Quantität an mütterlicher Kernsubstanz die Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hin verschiebt. Durch Fettsäuren oder Kohlensäure gab er den Sphaerechinuseiern einen Anstoß zur Parthenogenese und besamte dann diese so vorbehandelten Eier mit Strongylocentrotussperma. In XII. Kapitel sind diese Versuche von HERBST schon besprochen worden. Für die vorliegende Frage sind folgende Ergebnisse von besonderem Interesse, über die sowohl HERBST als sein Schüler HINDERER in sehr sorgfältigen Untersuchungen berichtet haben. Durch die Vorbehandlung der Eier mit Säuren beginnt der Eikern zu wachsen, und Chromosomen auszubilden; er entwickelt aber nicht wie bei der normalen Teilung einen typischen Dyaster, vielmehr einen Monaster, da das Centriol ungeteilt bleibt. Wenn dann der Kern wieder die Ruheform annimmt, so sind nicht 2 Tochterkerne entstanden, sondern die geteilten und dadurch verdoppelten Chromosomen haben sich wieder alle zu einem einheitlichen Kernbläschen vereinigt; der Eikern ist somit aus einem haploiden zu einem diploiden geworden. Wenn nun ein solcher diploider Eikern, von Sphärechinus, der gegen die Norm die doppelte Kernmenge besitzt, mit einem gewöhnlichen haploiden Spermakern von Strongylocentrotus verschmilzt, so entstehen triploidkernige Bastardlarven, die in ihren Kernen $^2/_3$ mütterliches und nur $^1/_3$ väterliches Chromatin führen. Wie HERBST und HINDERER nun nachweisen konnten, sind diese triploiden Bastardlarven ausgesprochen mutterähnlicher als diploide Kontrollbastardlarven aus unbehandeltem Eimaterial desselben Individuums; ein deutlicher Beweis, daß eine quantitative Vermehrung der mütterlichen Kernsubstanz eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Richtung bedingt. Durch derartige Untersuchungen ist also, wie BOVERI in seiner letzten, nach seinem Tode veröffentlichten Arbeit sagt, der Beweis erbracht, „daß die Uebertragung der spezifisch mütterlichen Eigenschaften nicht durch das Eiplasma, sondern durch den Eikern erfolgt“.

c) Die Mendelschen Regeln.

Sehr wichtige Einblicke in den Zustand, in dem sich die durch Befruchtung vereinten Anlagekomplexe zweier Eltern in dem Zeugungsprodukt befinden und in ihm zur Wirksamkeit kommen, sowie in die Art und Weise, in der sie dann weiter auf die nächsten und überhaupt auf die folgenden Generationen übertragen werden, sind uns durch Bastardierungsversuche und durch das genaue Studium der Bastarde während vieler Generationen verschafft worden. Bahnbrechend auf diesem Gebiete der Vererbungslehre ist zuerst GREGOR MENDEL vorangegangen. In genialer Weise stellte er Bastarde von Erbsensorten her, deren Nachkommen er durch viele Generationen hindurch in Reinzucht verfolgte und einem genauen Studium unterwarf. Er gelangte durch scharfsinnige Zusammenfassung und Deutung seiner Befunde zu einigen allgemeinen Ergebnissen, die jetzt als die MENDELschen Regeln oder Gesetze bezeichnet werden. Sie wurden in den Jahren 1865 und 1869 veröffentlicht, fanden aber zu seinen Lebzeiten nicht das richtige Verständnis und blieben längere Zeit unbeachtet; sie mußten daher gleichsam wieder von neuem entdeckt werden. Es geschah dies fast gleichzeitig im Jahre 1900 durch drei Botaniker, die sich unabhängig voneinander mit Bastardierungsexperimenten beschäftigt hatten, durch DE VRIES, C. CORRENS und E. TSCHERMAK. Seitdem ist das neu erschlossene Forschungsgebiet von vielen Seiten erfolgreich bearbeitet worden, wie von Botanikern so auch von Zoologen und Embryologen: BATESON, CUENOT, ALLEN, CASTLE, DARBISCHIRE, MORGAN, STANDFUSS, DAVENPORT, ARNOLD LANG, HAACKE, POLL u. a. Auf tierischem Gebiet wurden besonders Bastarde von verschiedenen Rassen der Maus, des Kaninchens, des Meerschweinchens, des Huhns, ferner Bastarde von Schnecken, Fliegen und Schmetterlingen beobachtet.

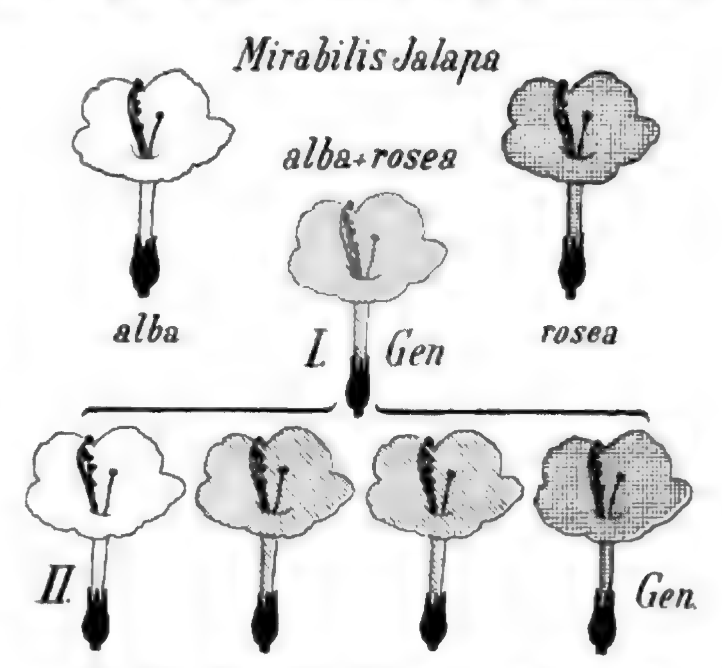


Fig. 349. **Mirabilis Jalapa alba + rosea mit den Eltern.** Zwei Generationen I und II. Schematisiert. Nach CORRENS.

Von dem reichen Untersuchungsmaterial können nur die wichtigsten Ergebnisse in dem vorliegenden Lehrbuch kurz zusammengefaßt werden.

Je nachdem sich die Rassen oder Varietäten einer Pflanzen- und Tierart, die zum Bastardierungsversuch benutzt werden, nur durch ein einziges Merkmal oder durch zwei oder viele voneinander unterscheiden, hat DE VRIES die durch ihre Verbindung gewonnenen Bastarde als Monohybride, als Dihybride und als Polyhybride bezeichnet.

Das Studium der Monohybriden ist einfacher und ergibt viel durchsichtigere Resultate, weil das Verhalten von einem Merkmalspaar sich bei den Bastarden und den wieder von ihnen gezüchteten Nachkommen leichter verfolgen läßt, als in den Fällen, wo es sich um viele Merkmale

Digitized by Google

handelt. Ich wähle zwei Beispiele, die Correns in seinem Vortrag über Vererbungsgesetze benutzt hat, 1) einen Bastard zwischen Mirabilis Jalapa alba und rosea und 2) einen Bastard zwischen Urtica pilulifera und Urtica Dodartii.

Die beiden Varietäten der Mirabilis Jalapa unterscheiden sich nur in der Farbe der Blüten, die bei der einen weiß, bei der anderen rot ist (Fig. 349). Die bei den Brennesseln dagegen variieren in der Form der Blätter; die eine hat stark gezähnte (Urtica pilulifera), die andere hat fast glattrandige Blätter (U. Dodartii) (Fig. 350). Die zwei gewählten Beispiele sind zugleich lehrreich, weil sie uns zwei verschiedene Modifikationen wie die Merkmale der Eltern auf den Bastard übertragen werden können, also zwei Unterarten der Vererbung, vor Augen führen.

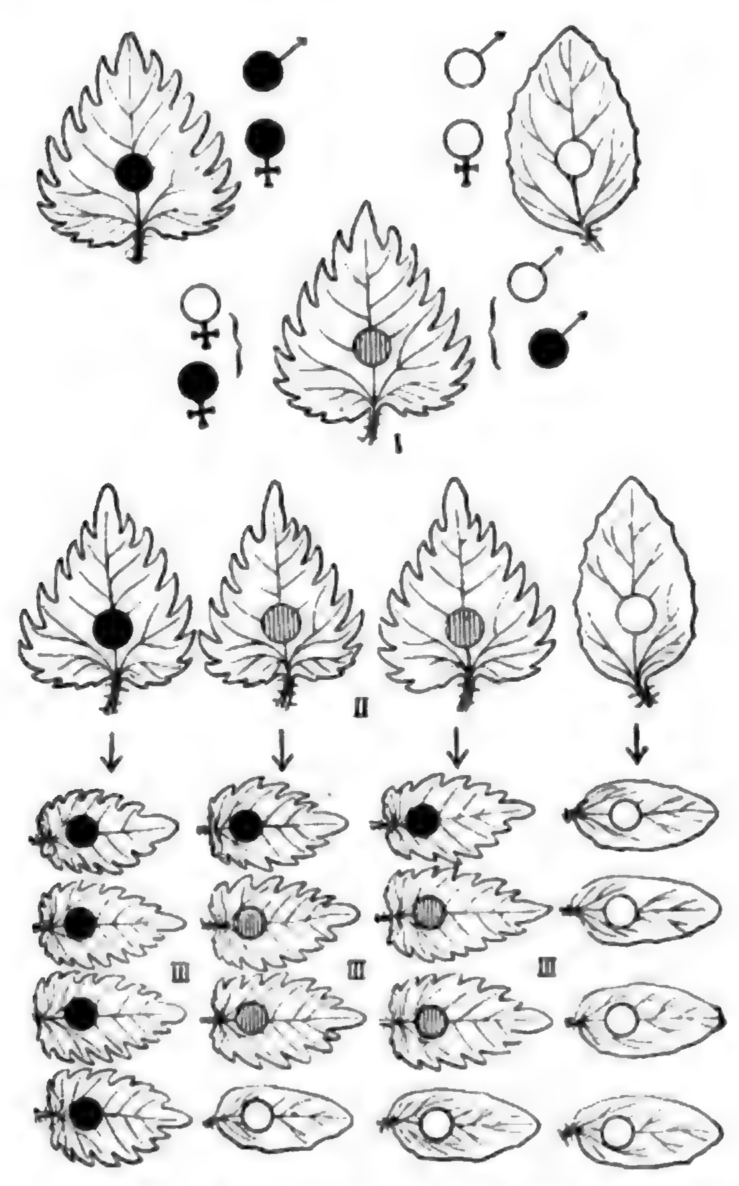


Fig. 350. **Bastardierung von Urtica pilulifera** (oben links) **mit U. Dodartii** (rechts). I. Generation, die, obwohl Mischling (graues Schild), ganz die prävalierende Blattform des U. pilulifera zeigt. Ihre Geschlechtszellen, gespalten in „weiß" und „schwarz", ergeben in der II. Generation auf eine auch später rein und konstant bleibende U. pilulifera (schwarzes Schild) und auf eine reine U. Dodarti (weißes Schild) je 2 Mischlinge. In der III. Generation sind die Abkömmlinge rechts und links konstant, die der mittleren Mischlinge sind weiter mendelnd. Nach Strasburger.

Durch die Verbindung von Mirabilis Jalapa alba und rosea entsteht ein Bastard, der zwischen beiden Eltern die Mitte einnimmt. Denn seine Blüten sind weder weiß noch rot, sondern hellrosa; die elterlichen Merkmale haben sich in diesem Fall zu einem intermediären Merkmal kombiniert, gleichsam miteinander vermischt. Derartige Bastarde werden daher auch als intermediäre bezeichnet.

Im zweiten Beispiel gleicht der Bastard (Fig. 350 I) vollkommen der einen Elterform, der Urtica pilulifera; er besitzt ebenfalls stark gezähnte Blätter. Hier hat also die Eigenschaft des einen Elters die korrespondierende des anderen bei der Vererbung im Bastard ganz unterdrückt, sie hat gleichsam den Sieg über sie davon

Digitized by Google

getragen. Zur Unterscheidung vom ersten Fall spricht man daher hier von Bastarden mit dominierendem Merkmal.

Um die bis jetzt erwähnten und noch weiter zu besprechenden Erscheinungen zur Idioplasmalehre in nähere Beziehungen zu setzen, mögen einige allgemeine Bemerkungen an dieser Stelle zunächst ihren Platz finden. Da die Merkmale „weiße oder rote Blüten der Varietäten von Mirabilis Jalapa“ „gesägter oder glatter Blattrand der Varietäten von Urtica“ bei Reinzucht auf ihre Nachkommen mit Konstanz vererbt werden, muß in dem Idioplasma ihrer weiblichen und männlichen Geschlechtszellen ein unbekanntes Etwas enthalten sein, was in der Nachkommenschaft wieder die sichtbaren Merkmale „weiße und rote Blüten, gesägter und glatter Blattrand“ hervorruft. Indem ich auf die Ausführungen hinweise. welche ich schon auf p. 410 gemacht habe, wollen wir das unbekannte Etwas als Anlage für „weiße oder rote Blüten“ etc. bezeichnen, wobei ich es dahingestellt sein lasse, durch welche materielle Beschaffenheit der Erbmasse die Anlage oder das Gen, wie man jetzt häufig sagt, repräsentiert ist.

Es unterscheiden sich nun Normalbefruchtung und Bastardbefruchtung dadurch voneinander, daß bei jener einander entsprechende gleichartige, väterliche und mütterliche Anlagen im kindlichen Idioplasma zu Paaren vereint sind, bei dieser aber eins, zwei oder mehr Anlagepaare vorkommen, deren Konstituanten voneinander abweichen, je nachdem es sich um Mono-, Di- oder Polyhybride handelt. So sind in den Anlagepaaren der oben als Beispiele benutzten Bastarde in einem Fall die Anlagen: „weiße und rote Blütenfarbe“, im anderen Fall die Anlagen „gesägter und glatter Blattrand“ zu Paaren kombiniert. Wie wir gesehen haben, können im weiteren Entwicklungsverlauf entweder beide Bestandteile des Anlagepaares sich zur Geltung bringen und so, wie im Fall Mirabilis Jalapa, einen intermediären Bastard liefern, oder die eine Anlage unterdrückt gleichsam die andere, so daß die Bastarde äußerlich vollkommen einem der Eltern gleichen. Im Anlagepaar wird dann die eine Anlage als die dominierende, die andere als die latente oder rezessive benannt.

Mit Fällen der letzten Art hat MENDEL sich hauptsächlich bei seinen Experimenten beschäftigt; so hat er durch Kreuzung rotblühender mit weißblühenden Erbsen Bastarde erhalten, die nur wieder rote Blüten hervorbrachten und sich von dem einen Elter nicht unterschieden. Man bezeichnet daher nach ihm die Erscheinung, daß bei manchen Kreuzungen die Eigenschaft des einen Elters vollkommen über die entgegengesetzte des anderen dominiert, als die MENDELsche Prävalenzregel.

Mit welchem Recht, läßt sich hier die Frage aufwerfen, nimmt man an, daß im Bastard die unterdrückte Eigenschaft überhaupt noch als latente Anlage vorhanden ist, in der Bastardbrennessel mit gesägtem Blattrand die Anlage für glattrandige Blätter, in der rotblühenden Bastarderbse die Anlage für weiße Blütenfarbe? Auch hierfür hat MENDEL durch Experimente den schlagenden Beweis geführt, indem er die durch Kreuzung erhaltenen Bastarde auf dem Wege der Selbstbefruchtung durch viele Generationen hindurch weiterzüchtete und ihre Merkmale genau studierte. Er gelangte so zu seiner wichtigsten Entdeckung, die von den neueren Forschern ebenfalls bestätigt und als die MENDELsche Spaltungsregel bekannt geworden ist. Es lassen sich nämlich die Bastarde, trotz streng durchgeführter Selbstbefruchtung, nicht als reine Formen weiterzüchten.

Digitized by Google

Halten wir uns wieder an die früher benutzten Beispiele. Beim Jalapabastard (Fig. 349 I. Gen.) zerfällt die aus der ersten Bastardgeneration (Filialgeneration F I) gezüchtete F II-Generation (Fig. 349 II. Gen.) in drei verschiedene Formenkreise. Die Hälfte von ihnen gleicht wieder den zur Bastardierung benutzen Varietäten, und zwar $^1/_4$ der Jalapa alba, $^1/_4$ der Jalapa rosea; diese bleiben von jetzt ab bei getrennter Weiterzucht und Selbstbefruchtung in allen folgenden Generationen konstant, weißblühende bringen weißblühende, rotblühende stets wieder rotblühende Nachkommen hervor; die andere Hälfte dagegen trägt wieder in ihren hellrosa Blüten den Bastardcharakter zur Schau und liefert bei fortgesetzter Zucht eine Nachkommenschaft, die immer wieder nach dem Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 in die drei Formengruppen zerfällt; oder mit anderen Worten, es kommt neben zwei hybriden Exemplaren immer wieder je ein Exemplar der beiden ursprünglichen Stammformen zum Vorschein.

Die Formel für jede nächste Generation der Hybriden kann also lauten: 1 Stammform a, 2 Bastarde, 1 Stammform b.

Beim Brennesselbastard (Fig. 350) fallen die Resultate auf den ersten Blick anscheinend etwas verschieden aus, erweisen sich aber bei genauerer Prüfung als die gleichen. Scheinbar verschieden sind die Resultate insofern, als die aus dem Bastard I der F I-Generation durch Selbstbefruchtung erhaltene F II-Generation nur in zwei Formenkreise nach dem Zahlenverhältnis von 3 : 1 zerfällt. Drei Viertel der Nachkommen zeigen stark gezähnte Blätter, bei einem Viertel aber ist die latente oder rezessive Anlage wieder zur Geltung gekommen. Ihre Blätter sind mehr oder minder glattrandig wie bei der Stammform Urtica Dodartii. Dieses Viertel bleibt auch bei fortgesetzter Reinzucht in allen späteren Generationen konstant wie bei dem entsprechenden Formenkreis von Jalapa. Dagegen sind in den übrigen drei Vierteln, wie weiter fortgesetzte Experimente lehren, streng genommen noch zwei Formengruppen enthalten, die sich zwar an ihren äußeren Merkmalen nicht erkennen lassen, die aber nach der Beschaffenheit ihres Idioplasma, also in latenten Eigenschaften, verschieden sind. Denn ein Viertel von ihnen ist in seiner Nachkommenschaft konstant und gleicht der ursprünglichen Stammform Urtica pilulifera, indem ausnahmslos nur Exemplare mit gesägten Blatträndern entstehen, die latente Anlage aber niemals mehr zutage tritt. Zwei Viertel dagegen verhalten sich wie die erste Bastardgeneration; denn ihre Nachkommen, welche die dritte Generation bilden, zerfallen wieder in zwei Formenkreise nach dem Verhältnis von 3 : 1 oder unter Berücksichtigung der oben ermittelten Tatsachen richtiger in drei Formenkreise, wie bei Jalapa, nach dem Verhältnis von 1 : 2 : 1. Wie die Zusammenstellung in Fig. 350 lehrt, haben ein Viertel glattrandige, drei Viertel der Exemplare gesägte Blätter und letztere unterscheiden sich wieder idioplasmatisch voneinander, indem bei einem Viertel von ihnen das Merkmal „gesägter Blattrand“ in der dritten Generation und allen folgenden konstant geworden ist, während zwei Viertel wie die Hybriden erster Generation sich verhalten, verschieden gestaltete Nachkommen liefern oder, wie man sich auch kurz ausdrückt, mendeln.

Bei tieferer Einsicht verhalten sich also die Bastarde von Urtica genau so wie diejenigen von Mirabilis Jalapa. Beide zerfallen bei fortgesetzter Zucht in 3 Formenkreise nach der Formel: 1 Stammform a, 2 Hybride, 1 Stammform b. Nur dadurch entsteht zwischen beiden ein Unterschied, daß bei Urtica sich die hybride Pflanze, weil in ihrem Anlagepaar eine Anlage dominiert, von der Stammform a, welche die domi-

Digitized by Google

nierende Anlage geliefert hat, äußerlich nicht unterscheiden läßt, sondern nur idioplasmatisch durch den Besitz der latenten Anlage von ihr abweicht.

Für diese eigentümlichen und für viele Pflanzen- und Tierarten ganz gesetzmäßigen Verhältnisse, die von zahlreichen Forschern bestätigt worden sind, hat schon Mendel einige Jahre vor der genauen Erforschung der Befruchtungsvorgänge und der Ei- und Samenreife, folgende, jetzt allgemein als richtig angenommene Erklärung gegeben: Jeder monohybride Bastard bildet zweierlei Arten von weiblichen, bzw. männlichen Geschlechtszellen und zwar 50 Proz., die in bezug auf das eine die Eltern unterscheidende Merkmal idioplasmatisch mit dem Vater und 50 Proz., die idioplasmatisch mit der Mutter übereinstimmen. Die vom Vater und von der Mutter ererbten verschiedenen Gene, die in allen Zellen des Bastards als Anlagepaar vorhanden sind und durch ihr Zusammenwirken seine Eigenschaften bedingen, werden in seinen Keimzellen wieder voneinander getrennt; es erfolgt daher, wie Mendel richtig erkannte, eine reine Spaltung der beiden zum Anlagepaar vereinigten väterlichen und mütterlichen Gene.

Unter der Voraussetzung, daß bei der Ei- und Samenreife der monohybriden Bastarde zwei verschiedene Formen sowohl von weiblichen als von männlichen Keimzellen in gleicher Anzahl gebildet werden, lassen sich die drei verschiedenen Formenkreise, die bei fortgesetzter Züchtung der Bastarde durch Selbstbefruchtung entstehen, und die hierbei beobachteten Zahlenverhältnisse leicht ableiten. Wir bezeichnen die weiblichen und die männlichen Keimzellen mit den Zeichen ♀ und ♂ und die antagonistischen Anlagen des gespaltenen Anlagenpaares mit A und a. Da nun von den Bastarden die beiden Arten sowohl weiblicher als männlicher Keimzellen, also ♀A und ♀a, ♂A und ♂a in gleichen Mengen gebildet werden, so müssen sie nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei Selbstbefruchtung folgende vier Verbindungen liefern:

♀A + ♂A   ♀a + ♂A
♀A + ♂a   ♀a + ♂a

♀A + ♂A und ebenso ♀a + ♂a sind Verbindungen von Keimzellen mit gleichartigen Anlagen; sie sind von Bateson als Homozygote bezeichnet worden. Wenn wir uns zur Veranschaulichung wieder unseres Beispiels von Mirabilis Jalapa bedienen, so trifft in einem Falle Anlage A (rote Blütenfarbe) mit Anlage A, im anderen Falle Anlage a (weiße Blütenfarbe) mit Anlage a zusammen. Also müssen aus den befruchteten Eizellen wieder sich die zum Experiment benutzten reinen Ausgangsformen, die Mirabilis Jalapa rosea und M. J. alba entwickeln und müssen auch bei Verhütung neuer Kreuzung, also bei fortgesetzter Reinzucht, eine konstante Nachkommenschaft liefern. Denn aus ihrem Idioplasma ist die antagonistische Anlage, bei der weißen Varietät die Anlage „rote Blütenfarbe“ und bei der roten Varietät die Anlage „weiße Blütenfarbe“ während der Keimzellenbildung des Bastards eliminiert worden.

Die zwei Verbindungen ♀A + ♂a und ♀a + ♂A sind heterozygote (Bateson), da in ihnen männliche und weibliche Keimzellen mit antagonistischen Anlagen (rote und weiße Blütenfarbe) zusammentreffen. Durch erneute Bastardierung sind in der zweiten Generation wieder Bastarde entstanden; als Heterozygote liefern sie bei weiterer Zucht keine konstante Nachkommenschaft, da sie in ihrem Idioplasma ein antagonistisches Anlagenpaar, A + a (rote und weiße Blütenfarbe) enthalten. Sie fahren daher in der früher entwickelten Weise zu „mendeln“ fort.

Durch unsere Darlegung hat die früher gefundene Formel für die

Digitized by Google

drei Formenkreise, die aus der Nachkommenschaft der Bastarde in der zweiten, dritten Generation etc. entstehen, die Formel 1:2:1 (1 Stammform A, 2 Bastarde, 1 Stammform a) eine befriedigende Erklärung gefunden. Ebenso verständlich wird das bei Brennesselbastarden beobachtete Verhältnis 3:1, wenn man die Modifikationen berücksichtigt, die durch die Verbindung einer dominanten und einer latenten (resp. rezessiven) Anlage zu einem antagonistischen Anlagenpaar hervorgerufen werden. Denn in der Zahl 3 stecken zwei Formenkreise mit dem Zahlenverhältnis 1:2 (1 Stammform A, 2 Bastarde); sie lassen sich äußerlich nicht unterscheiden, da wegen der Dominanz von Anlage A die Bastarde der Stammform A gleichen und nur durch den Besitz der latenten Anlage a von ihr idioplasmatisch unterschieden sind, wie sich experimentell durch ihre fortgesetzte Züchtung feststellen läßt.

Während die Verhältnisse bei den Monohybriden relativ einfach liegen und sich daher zur Darstellung der Mendelschen Regeln am besten eignen, werden sie bei den Di- und Polyhybriden mit der Zunahme der verschiedenen Merkmalspaare, die bei der Bastardierung im Bastardidioplasma zusammenkommen, schließlich außerordentlich kompliziert. Denn mit jedem weiteren Merkmal wird die Zahl der Formenkreise, in welche die Nachkommenschaft der ersten Bastardgeneration nach der Mendelschen Spaltungsregel zerfällt, eine immer größere.

Aus den an Di- und Polyhybriden gewonnenen Erfahrungen hat sich nun aber noch ein drittes, sehr wichtiges Gesetz ergeben, das sich kurz dahin zusammenfassen läßt: die verschiedenen Merkmale, in denen sich zwei gekreuzte Varietäten unterscheiden, verteilen sich, gleichgültig ob sie ursprünglich vom Vater oder von der Mutter vererbt worden sind, ganz unabhängig von einander als Anlagen auf die Gameten der Bastarde oder, wie man sagt, sie „mendeln" ganz unabhängig voneinander. Infolgedessen läßt sich durch Bastardierung und auf Grund der Mendelschen Spaltungsregel eine größere Anzahl von Merkmalspaaren in verschiedener Weise miteinander kombinieren und zur Erzeugung neuer konstanter Formenkreise verwenden.

Zur Erläuterung des Gesetzes wähle ich zwei Maisrassen, den glatten, weißen Mais (Zea Mays alba, Fig. 351 a) und den runzligen, blauen Zuckermais (Z. M. coeruleo-dulcis, Fig. 351 cd), die sich zu einem dihybriden Bastard verbinden lassen. Eine genaue Analyse dieses Falles gibt Correns in seinem schon erwähnten Vortrag, und da seine Darstellung sehr kurz gefaßt ist, lasse ich sie hier wörtlich folgen: Für die beiden Merkmalspaare (1905 p. 22—24): „glatt" oder „runzlich" und: „weiß" oder „blau" ist nicht die ganze Pflanze, sondern jedes einzelne Korn des Maiskolbens als eigenes Individuum anzusehen; der Kolben (Fig. 351) zeigt also eine ganze Menge Einzelindividuen auf einmal."

„Der Bastard (Fig. 351 a + cd) hat stets glatte Körner, wie das eine Elter und zeigt eine schwankende Menge Blau, viel mehr, wenn die blaue Sorte als Mutter, als wenn sie als Vater gedient hat. Ausnahmsweise treten die Merkmale der Eltern mehr oder weniger unvermittelt, als Mosaik, nebeneinander beim selben Korn auf."

„Der große Kolben (Fig. 351) zeigt nun die durch Inzucht erzielte zweite Generation des Bastards. Man sieht außer Körnern, die den Eltern des Bastards entsprechen also weiß und glatt oder blau und runzlich sind, noch zweierlei neue Körner, blaue glatte und weiße runzlige, in denen man unschwer je eine Eigenschaft des einen Elters mit einer Eigenschaft des anderen Elters kombiniert erkennt."

Wenn wir die verschiedenerlei Körner zählen und zunächst die Farbe außer acht lassen, finden wir durchschnittlich auf drei glatte Körner ein runzliges Korn, und ebenso, wenn wir die Form außer Spiel lassen, auf drei blaue ein weißes. Das Spaltungsgesetz gilt also für jedes der Merkmalspaare allein genommen. Daß die Merkmale aber untereinander unabhängig sind, das ergibt sich, wenn wir die viererlei Körner g e t r e n n t zählen. Bei den glatten Körnern kommt, wie bei den runzligen, auf drei blaue ein weißes, und bei den blauen, wie bei den weißen, auf drei glatte ein runzliges oder, anders ausgedrückt, auf neun glatte blaue kommen durchschnittlich drei glatte weiße, drei runzlige blaue und ein runzliges weißes. Es ist das genau das, was die Wahrscheinlichkeitsrechnung verlangt, wenn der Zufall allein bei der Keimzellbildung die gespaltenen Anlagen für Form und Farbe mischt, und später wieder der Zufall der Keimzellen selbst zur Bildung der zweiten Generation zusammenbringt."

„Wir erhalten dann zunächst viererlei Keimzellen in gleichen Mengen, indem die dominierende oder rezessive Anlage des einen Paares gleich oft mit der dominierenden oder der rezessiven des anderen Paares zusammenkommen wird: glatt mit blau oder mit weiß, und runzlig mit blau oder mit weiß, so daß, wenn ich so sagen darf, 25 Proz. glatte blaue, 25 Proz. glatte weiße, 25 Proz. runzlige blaue und 25 Proz. runzlige weiße Keimzellen entstehen müssen. Der Zufall wird sie bei der Befruchtung in sechzehnerlei Weise zusammenbringen: glatt blau mit glatt blau, glatt blau mit glatt weiß, glatt blau mit runzlig blau etc., wobei, infolge des Dominierens von glatt und blau, die viererlei äußerlich verschiedenen Nachkommen in dem angeführten Zahlenverhältnis entstehen werden, wie man sich selbst leicht ausrechnen kann."

„Man wird dabei auch finden, daß diese vier äußerlich verschiedenen Nachkommenklassen in neun innerlich, ihren Anlagen nach verschiedene Klassen zerfallen, so daß wir als dritte Generation neunerlei Pflanzen erhalten, wie ich nun zeigen will."

„Die r u n z l i g e n w e i ß e n K ö r n e r geben alle sofort Nachkommen, die ausschließlich runzlig und weiß sind, weil sie nur auf einem Wege, durch Vereinigung runzliger weißer Keimzellen, entstanden sein können, also in beiden Punkten ‚Homozygoten' (p. 433) sind."

Fig. 351. **Beispiel eines Dihybriden. Bastardierung von Zea Mays alba + Zea Mays coeruleodulcis.** Nach Correns. Links oben: *a* und *cd* Körner der Elterngeneration; *a* glatte, weiße Körner der Maisrasse, Zea Mays alba; *cd* runzelige, blaue Körner des Zuckermais (Z. M. coeruleodulcis). Links darunter: *a* + *cd* glatte blaue Körner der ersten Bastardgeneration, zu oberst ein normales Bastardkorn, darunter 2 Mosaikbildungen (eines in der Farbe und eines in der Form Mosaik). Der rechtsstehende ganze Kolben repräsentiert die II. spaltende Generation mit 4 Merkmalskombinationen, d. h. mit 4 verschiedenen Körnern: *1* weiß glatten, *2* blau runzeligen, *3* blau glatten, *4* weiß runzeligen.

Digitized by Google

„Von den glatten und weißen und den runzligen und blauen Körnern, die auf zweierlei Art entstehen können, gibt durchschnittlich je ein Drittel (die ‚Homozygoten': glatt weiß + glatt weiß und runzlig blau + runzlig blau) eine konstante Nachkommenschaft, während zwei Drittel (die ‚Heterozygoten' sind, aber nur in einem Punkte, dort in der Form, hier in der Farbe: glatt weiß + runzlig weiß und runzlig blau + runzlich weiß) wieder spalten."

„Am kompliziertesten verhalten sich die glatten blauen Körner, die auf viererlei Art entstehen können. Nur ein Neuntel gibt eine ganz konstante Nachkommenschaft (jene, die in beiden Punkten ‚Homozygoten' sind: glatt blau + glatt blau) zwei Neuntel geben eine nur in der Farbe konstante Nachkommenschaft und spalten in der Form (die ‚Homozygoten' in der Farbe und ‚Heterozygoten' in der Form sind: glatt blau + runzlig blau). Zwei weitere Neuntel geben eine nur in der Form konstante Nachkommenschaft und spalten in der Farbe die ‚Homozygoten' in der Form und ‚Heterozygoten' in der Farbe sind: glatt blau + glatt weiß). Und vier Neuntel endlich geben eine nach Form und Farbe spaltende Nachkommenschaft (die ‚Heterozygoten' nach Form und Farbe sind: glatt blau + runzlig weiß und glatt weiß + runzlig blau)."

„Wir erhalten also aus dem Bastard zwei neue, ganz konstante Sippen, glatt blau und runzlig weiß, neben den beiden Elternsippen jedesmal dann, wenn der Zufall lauter gleiche Anlagen zusammengebracht hatte."

„Wenn wir, statt den glatten weißen Mais mit einem runzligen blauen zu verbinden, einen glatten blauen mit einem runzligen weißen bastardieren, erhalten wir genau den gleichen Bastard mit derselben Nachkommenschaft. Der zuerst besprochene ist aber dadurch interessanter, daß für ihn jedes Elter eine dominierende und eine rezessive Eigenschaft liefert; seine Nachkommenschaft beweist, daß bei der Keimzellbildung nicht einfach das Keimplasma des einen Elters als Ganzes vom Keimplasma des anderen getrennt wird, daß es vielmehr in selbständige Stücke zerlegt wird."

Zusammenfassend können wir sagen, daß jeder Dihybride vier verschiedene Arten von Keimzellen bildet. Bezeichnen wir die beiden Merkmalspaare als Aa und Bb, so bildet mithin der Bastard die Keimzellen A B, Ab, aB, ab; aus ihrer Vereinigung lassen sich 16 verschiedene Kombinationen herleiten.

Mit jedem neu hinzutretenden Merkmal gestalten sich die Ergebnisse einer Kreuzung nun immer komplizierter. Drei Merkmalspaare ergeben schon neunerlei Keimzellen und 64 Kombinationen derselben. „Sind es noch mehr, so werden die Verhältnisse bald fast unübersehbar. Schon bei 10 Merkmalspaaren werden über tausenderlei (1024) Keimzellen gebildet, die über eine Million Kombinationen zulassen und bei Dominanz des einen Merkmals über das andere als zweite Generation über tausenderlei schon äußerlich verschiedene und fast 60000 innerlich verschiedene Nachkommen geben." Zur Berechnung dieser Verhältnisse stellt CORRENS (XIII 1905 p. 42) folgende Formel auf: „n Merkmalspaare (mit je einem dominierenden Paarling) geben 2^nerlei Keimzellen, welche $(2^n)^2$erlei Kombinationen zulassen und 2^n äußerlich verschiedene, 3^n innerlich, ihren Anlagen nach, verschiedene Nachkommen liefern". Man ersieht hieraus, welche kolossalen Dimensionen ein vollständiger Versuch mit der wachsenden Zahl der Merkmalspaare annehmen muß.

In den letzten Jahren hat die auf der Grundlage der MENDELschen Vererbungsregeln planmäßig betriebene Erbforschung einen ungeheueren

Digitized by

Aufschwung genommen und zu neuen wichtigen Ergebnissen geführt. Von grundlegender Bedeutung ist namentlich die Erkenntnis geworden, daß wir genau zu unterscheiden haben zwischen den äußerlich sichtbaren, sogenannten Außenmerkmalen und den inneren, im Idioplasma lokalisierten Grundmerkmalen, welche allein „mendeln". Ursprünglich hatte man angenommen, daß einem jeden äußerlich sichtbaren Unterschied zwischen zwei Rassen oder Varietäten auch ein entsprechender Unterschied des Idioplasma entspräche und daß ferner äußerlich gleiche Individuen auch idioplasmatisch gleich seien. Diese Annahme ist nun aber nicht haltbar; jeder Bastard mit einer dominanten Anlage lehrt uns, daß er, obgleich er äußerlich dem einen Elter völlig gleicht oder den gleichen Phänotypus, wie Johannsen sagt, aufweist, doch idioplasmatisch oder genotypisch sich von dem Elter dadurch unterscheidet, daß er die recessive Anlage in seinem Idioplasma latent enthält. Allein die Analyse seiner Nachkommenschaft gibt uns die Aufklärung über seine idioplasmatisch bedingte Zusammensetzung. Planmäßige Kreuzungen und sorgfältiges Studium der Nachkommenschaft in mehreren Generationen haben uns aber noch tiefere Einblicke in die oft recht komplizierten Beziehungen zwischen Außenmerkmalen und idioplasmatisch bedingten Grundmerkmalen, den Erbeinheiten, Erbfaktoren oder Genen, wie sie genannt werden, gewährt.

So kann einmal ein einziges Gen einer größeren Anzahl von äußerlich beim erwachsenen Individuum zutage tretenden Eigenschaften zugrunde liegen. Folgendes von Baur angeführte Beispiel ist hierfür recht lehrreich.

Eine weißblühende Löwenmaulpflanze unterschied sich nicht nur in der Blütenfarbe von einer anderen Löwenmaulpflanze, mit der sie gekreuzt wurde; sie war gleichzeitig wesentlich schwächer, wuchs langsamer, war empfindlicher gegen Frost und Parasiten und zeigte ferner noch einen weißlichen Saum an den Laubblättern. Man hätte nun erwarten können, daß alle diese Unterschiede, die weiße Blütenfarbe, der weißliche Blattrand, die Empfindlichkeit gegen Frost, der langsame Wuchs unabhängig voneinander gemendelt hätten: daß also z. B. in der F_2-Generation Pflanzen aufgetreten wären, die wohl die weiße Blütenfarbe, dafür aber hohen raschen Wuchs aufwiesen. Das war nun aber nicht der Fall. Die F_2-Generation verhielt sich nicht wie bei einer polyhybriden, sondern wie bei einer monohybriden Kreuzung; eine in F_2 weißblühende Pflanze zeigte immer den ganzen Eigenschaftskomplex, Schwächlichkeit, Frostempfindlichkeit, weißlichen Blattrand. Dieser Eigenschaftskomplex mendelte in allen Kreuzungen gemeinsam als eine Einheit. Man muß also schließen, daß die scheinbar vielerlei Merkmale auf nur einem einzigen, mendelnden, idioplasmatisch bedingten Grundmerkmal oder Gen beruhen.

Das Verständnis erleichtert folgende von Baur gegebene Erklärung. Danach fehlt der weißblühenden Pflanze ein Gen, das die Grundlage für die Blütenfarbstoffe bildet; wahrscheinlich aber auch gleichzeitig für einen Teil der Farbstoffe der grünen Blattchromatophoren zu ihrer Ausbildung notwendig ist. Deshalb zeigt die weißblühende Pflanze gleichzeitig eine herabgesetzte CO_2-Assimilation und deshalb wieder eine verminderte Wüchsigkeit. „Der eine idioplasmatisch bedingte Defekt hat also einen ganzen Eigenschaftskomplex zur Folge."

Ein anderes derartiges Beispiel sei noch aus der tierischen Vererbungslehre angeführt. Bei Mäusen, Ratten und Kaninchen existiert ein gewisser Grundfaktor für Pigmentierung, dessen Fehlen bewirkt, daß die Tiere nicht nur eine unpigmentierte Haut, sondern auch weiße Haare und rote (pigmentlose) Augen besitzen. Gleichzeitig sind diese

Digitized by Google

Albinos auch entschieden weniger widerstandsfähig gegen alle möglichen Infektionskrankheiten. Ein einziges Gen, d. h. ein mendelnder idioplasmatischer Unterschied, kann sich also in ganz verschiedenen Organen und in ganz verschiedener Weise äußern. Zur Illustration des eben Gesagten mögen die beiden Aehren zweier nur in einer Erbeinheit verschiedenen Hafersippen dienen, die in Fig. 352 abgebildet sind.

Umgekehrt kann nun aber auch ein und dieselbe Außeneigenschaft nicht bloß von einem, sondern gleichzeitig von vielen Genen beeinflußt werden. Beispiele dieser Art hat uns namentlich Nilsson-Ehle beim Weizen kennen gelehrt. Hier wird die rote Kornfarbe durch drei verschiedene mendelnde Erbeinheiten hervorgerufen. Infolgedessen gewinnt man bei der Kreuzung mit einer weißkörnigen Weizenart Resultate wie bei einem Trihybriden. Da nun schon eines dieser Gene für rote Farbe genügt, um die Samenkörner, wenn auch weniger intensiv rot zu färben, weil rot dominant ist, so entstehen in der F_2-Generation durch Kombination der 8 verschiedenen vom Bastard F_1 gebildeten Keimzellen 64 neue Kombinationen, von denen nur eine einzige keins von den drei verschiedenen Genen für Rot enthält, also rein weiße Körner hervorbringt.

Fig. 352. **Haferähren nach Nilsson-Ehle.** a und b Aehren zweier nur in einer Erbeinheit verschiedenen Sippen. Diese eine Einheit äußert sich in der Stärke und der Form der Grannen und der Behaarung. c Aehre einer in dieser Erbeinheit heterozygoten Pflanze.

Neben diesen häufig vorkommenden Fällen, wo mehrere gleichsinnig wirkende Erbfaktoren ein Außenmerkmal beeinflussen, sind durch die Forschungen von Correns, Bateson, Tschermak, Cuénot, Baur und anderen ebenso zahlreiche Beispiele bekannt, wo erst durch das Zusammenwirken von mehreren, an und für sich verschieden wirkenden Genen ein neues, scheinbar einheitliches Außenmerkmal hervorgebracht wird. Diese Tatsache erklärt uns, warum bei der Kreuzung zweier rein züchtender Pflanzen- oder Tiervarietäten nicht allzu selten der Bastard scheinbar ganz neue, keinem der Eltern zukommende Eigenschaften aufweist, so z. B. zwei hellgefärbte Rassen einen dunklen Bastard F_1 liefern. Die durch Inzucht gewonnene F_2-Generation ergibt dann häufig eine Spaltung in 9 dunkel- und 7 hellgefärbte Exemplare; es muß sich also um einen Fall von Dihybridismus handeln. Ein von Baur analysierter Fall vom Löwenmaul soll diese Verhältnisse noch näher beleuchten. Eine elfenbeinfarbige und eine weiße Pflanze geben miteinander gekreuzt einen rosa Bastard. Nach Baur besitzt nun die elfenbeinfarbige Pflanze die Fähigkeit, einen gelben Farbstoff in den Blüten auszubilden; die weiße Pflanze aber hat diese Fähigkeit nicht. Nennen wir das Gen für gelben Farbstoff B, so lautet für die elfenbein-

Digitized by Google

farbige Pflanze die Formel BB, für die weiße dagegen bb. Der elfenbeinfarbigen Pflanze geht dagegen die Fähigkeit ab, einen Stoff auszubilden, der die gelbe Farbe in rot umwandelt. Die weiße Pflanze hat dagegen diese Fähigkeit. Bezeichnen wir das Gen hierfür mit F, so kommt der weißen Pflanze die Formel FF, der elfenbeinfarbigen die Formel ff zu. Der Bastard hat hiernach die Formel BbFf; da in ihm die beiden vorher getrennten Gene B und F gleichzeitig vorhanden sind, so blüht er rot. Er bildet vier verschiedene Keimzellen: BF, Bf, bF und bf, aus deren Vereinigung in F_2 16 Kombinationen sich ergeben, von denen 9 rot, 3 elfenbeinfarbig und 4 weiß blühen, wie es tatsächlich in dem Versuch von Baur auch der Fall war.

Schließlich ist noch erwähnenswert, daß häufig ein bestimmtes Gen im Idioplasma bei der Entwicklung sich nicht äußern kann, weil die betreffende Außeneigenschaft durch eine andere Außeneigenschaft, die durch ein anderes Gen bedingt ist, verdeckt wird. Die letztere wird dann als epistatische, die nicht sichtbare als hypostatische bezeichnet. So verdeckt häufig eine dunkle Färbung eine hellere. Kreuzen wir ein solches tatsächlich doppelt gefärbtes Individuum mit einem ungefärbten, so spaltet der F_1-Bastard wie ein Dihybrid und die hypostatische Färbung kommt bei 3 von den verschiedenen 16 F_2-Kombinationen rein zur Geltung, weil in ihnen das epistatische, verdeckende Merkmal fehlt.

Alle diese soeben angeführten, auf den ersten Blick scheinbar recht komplizierten Spaltungsverhältnisse finden, wie gezeigt werden konnte, ihre befriedigende Erklärung durch die Annahme von mehreren Genen, die ein und dieselbe Außeneigenschaft beeinflußen, und können daher als weitere Stütze der Mendelschen Spaltungsregel dienen. Prinzipiell etwas Neues, nämlich eine Ausnahme von der dritten Mendelregel über die Unabhängigkeit der Gene bei der Spaltung stellen dagegen die Fälle von sogenannter Faktoren- oder Genkoppelung dar, die zuerst von Bateson und Punnet beschrieben worden sind, und auf die wir hier noch kurz eingehen wollen, da sie in theoretischer Hinsicht sicherlich von großer Bedeutung sind. Bei der Spaltung des Dihybriden Aa Bb ist nach Mendel die Bildung der Keimzellen AB, aB, Ab, ab im Verhältnis 1:1:1:1 zu erwarten. In vereinzelten Fällen werden nun aber die viererlei Keimzellen offenbar nicht in gleicher Anzahl gebildet, sondern gewisse Kombinationen werden bevorzugt, und zwar die, welche bereits in den elterlichen Gameten, die durch ihre Vereinigung den Bastard gebildet haben, zusammen enthalten waren. War z. B. der Bastard nach dem Schema AB $\times$ ab gebildet, so lieferte er vorwiegend wieder die Gameten AB und ab; war umgekehrt der Bastard durch Vereinigung der Gameten Ab und aB entstanden, so überwog beim Bastard die Anzahl der Gameten Ab und aB die beiden anderen möglichen Kombinationen AB und ab. Es scheint nun das Verhältnis der häufig gebildeten zu den selten gebildeten Gameten stets für jeden Fall ein ganz bestimmtes zu sein: oft sind die Verhältniszahlen 3, 7, 15 usw. beobachtet worden, so daß dann die viererlei Keimzellen vom dihybriden Bastard nicht wie beim gewöhnlichen Mendelfall im Verhältnis 1:1:1:1, sondern im Verhältnis 3:1:1:3, resp, 7:1:1:7 usw. gebildet werden. Die in F_2 beobachteten ganz abnormen Zahlenverhältnisse finden, wie des näheren hier nicht ausgeführt werden kann, durch die Annahme, daß gewisse Gene mehr oder minder fest aneinander gekoppelt sind und daher nicht vollkommen frei und unbehindert bei der Gametenbildung sich trennen können, ihre befriedigende Erklärung.

Wenn wir nach unserer kurzen Uebersicht die Resultate der ex-

Digitized by Google

perimentellen Vererbungslehre zusammenfassend überblicken, so dürfen wir wohl als ihr wichtigstes Ergebnis den tiefen Einblick betrachten, den sie uns in die Konstitution des Idioplasma in früher nicht geahnter und erhoffter Weise gewähren. Wir haben gesehen, wie ein und dasselbe Gen ganz verschiedene Außeneigenschaften bedingen kann, und umgekehrt die Kombination mehrerer verschiedener Gene ihrerseits ein scheinbar einheitliches Außenmerkmal hervorruft. Bei manchen Pflanzen und Tierarten ist daher der Biologe jetzt, wie BAUR in seinem Vererbungsbuch sagt, auf Grund genauer Kenntnis der Grundeigenschaften oder Gene durch Kreuzung einer kleinen Anzahl von Pflanzen, deren Genformel bekannt ist, imstande, eine große Anzahl neuer Rassen, d. h. neue Kombinationen von Genen, jederzeit zu züchten, ganz ähnlich wie ein Chemiker, der sich aus wenigen Grundstoffen eine ungeheure Zahl von Verbindungen herstellt. Auf Grund der genauen Kenntnis der Genformel kann der Biologe im voraus zahlenmäßig das Resultat eines Kreuzungsexperimentes in mehreren Generationen voraussagen.

Endlich lassen die ganz unabhängig von der Zellforschung gewonnenen Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre wichtige Rückschlüsse auf die Lokalisation des Idioplasma in der Zelle zu. Die auf Grund der MENDELschen Regeln erschlossene Trennung der väterlichen und mütterlichen Gene in den Keimzellen des Bastards erfordert einen Mechanismus, wie ihn die Zellforschung in der Verteilung der Chromosomen bei den Reifeteilungen direkt beobachtet hat. Machen wir die Annahme, daß die beiden ein Merkmalspaar bildenden Gene auf die gleichfalls ein Paar bildenden homologen Chromosome des Bastards verteilt sind, so werden uns die Spaltungsregeln aus dem Verhalten der Chromosome bei der Reifung der Geschlechtszellen ohne weiteres verständlich. Denn die mikroskopische Forschung hat ja in einer Reihe von Fällen, die der Beobachtung besonders günstig sind, ergeben, daß bei der Reduktionsteilung homologe Chromosome väterlicher und mütterlicher Herkunft sich voneinander trennen und in zwei verschiedene Keimzellen zu liegen kommen. Es wird daher neuerdings auch von der überwiegenden Mehrzahl der experimentellen Vererbungsforscher oder „Genetiker“ angenommen, daß die mendelnden Gene, die die Rassenunterschiede bedingen, in den Chromosomen lokalisiert sind. Die Ergebnisse der Mendelforschung bilden somit ein neues wichtiges Argument für die Hypothese, daß in der Kernsubstanz das Idioplasma zu suchen ist. Einen Schritt weiter ist neuerdings noch MORGAN gegangen, indem er die Hypothese aufstellt, daß nach der dritten Mendelregel die unabhängig und frei spaltenden Gene in verschiedenen Chromosomen lokalisiert seien, diejenigen Gene aber, die die Erscheinung der Faktoren- oder Genkoppelung zeigen, in ein und demselben Chromosom enthalten seien. Je fester die Koppelung sei, um so benachbarter lägen die betreffenden Gene in dem Chromosom, während Gene, die an den beiden Enden des Chromosoms weit voneinander entfernt sich befänden, nur eine ganz lose oder gar keine Koppelung aufwiesen. Auf Grund dieser Vorstellung glauben MORGAN und seine Schüler eine ganz bestimmte Genarchitektur der einzelnen Chromosomen annehmen und aus dem wechselnden Grade der Koppelung ganz bestimmte Vorstellungen über ihre Architektur auf rechnerischem Wege herleiten zu dürfen. (Vergleiche auch das auf p. 329, 330 Gesagte.) Inwieweit diese weitgehenden Schlußfolgerungen berechtigt sind, müssen die Ergebnisse weiterer Forschung, sowohl experimenteller als cytologischer Natur, lehren.

Digitized by Google

Literatur Kap. I.

Arnold, Fr., *Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Teil. Zürich 1842. Handbuch der Anatomie des Menschen. 1845.*

De Bary, *Myxomyceten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1859.*

Beale, Lionel, S., *Die Struktur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers. Uebersetzt von Carus. 1862.*

Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kaninchenneies. 1842.*

Brown, R., *Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Transactions of the Linnean society. London 1833.*

Brücke, *Die Elementarorganismen. Wiener Sitzungsber. Bd. 44. 2. Abt. 1861.*

Cohn, *Nachträge z. Naturgesch. des Protococcus pluviatilis. Nova acta. Vol. 22. 1850.*

Corti, Bonaventura, *Osservazioni microsc. sulla Tremella e sulla circulazione del fluido in una pianta acquaiola. 1774.*

Grew, *The anatomy of plants. 1682.*

Haeckel, *Die Radiolarien. 1862. — Studien über die Moneren. 1870.*

Henle, *Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium. 1837.*

Hertwig, Oskar, *Die Geschichte der Zellentheorie. Deutsche Rundschau.*

Huxley, *On the cell theory. Monthly Journ. 1853.*

Kölliker, *Die Lehre von der tierischen Zelle.* **Schleiden u. Nägeli**, *Wissenschaftl. Botanik. Heft 2. 1845. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1889.*

Malpighi, *Anatome plantarum. 1674.*

Meyen, *Phytotomie. Berlin 1830.*

v. Mohl, H., *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Dissert. Tübingen 1835. Flora 1837. — Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen. Bot. Zeitung. 1846. — Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 1851.*

Müller, J., *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. 1835.*

Oken, *Lehrbuch der Naturphilosophie. 1809.*

Purkinje, *Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Prag im September 1837. Prag 1838. p. 174. — Uebersicht der Arbeiten und Verhandlungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur im Jahre 1839. Breslau 1840. — Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik. 1840. No. 5. p. 33.*

Remak, *Ueber extrazelluläre Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Müllers Archiv. 1852. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.*

Sachs, *Geschichte der Botanik. 1875.*

Schleiden, Matthias, *Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv. 1838. — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl. 1845.*

Schultze, Max, *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle. 1863. — Ueber Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.*

Schwann, Th., *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. 1839.*

Treviranus, L. C., *Vom inwendigen Bau der Gewächse. 1806.*

Virchow, R., *Die Zellularpathologie. 1858. 2. Aufl. 1862.*

Wolff, Casp. Friedr., *Theorie von der Generation. 1764.*

Lehr- und Handbücher.

Bateson, W., *Mendels Priciples of heredity. Cambridge 1909.*

Baur, E., *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911. 2. Aufl. 1914.*

Bernard, Claude, *1878, Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux. 1885. 2. Aufl.*

Delage, Yves, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.*

Digitized by Google

Dürken, B., *Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin 1919.*
Goldschmidt, R., *Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911. 2. Aufl. 1914.*
Haeckel, E., *Generelle Morphologie. 1866.*
Haecker, V., *Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911. 2. Aufl. 1913.*
Heidenhain, M., *Plasma und Zelle. 1. Lief. 1907. 2. Lief. 1911.*
Henneguy, F., *Leçons sur la cellule. 1896.*
Hertwig, Oskar, *Lehrb. d. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Wirbeltiere. X. Aufl. 1910.*
Hertwig, Richard, *Lehrbuch der Zoologie. 1912. Letzte Aufl. 1920*
Johannsen, W., *Elemente der exakten Erblichkeitslehre. I. Aufl. Jena 1909.*
Kassowitz, *Allgemeine Biologie. 1899.*
Lang, Arnold, *Experimentelle Vererbungslehre. Jena 1914.*
Nägeli, C., *Mechanisch-physiolog. Theorie der Abstammungslehre. Leipzig. 1884.*
Nussbaum, Karsten, Weber, *Lehrbuch der Biologie f. Hochschulen. Leipzig 1911.*
Pfeffer, W., *Pflanzenphysiologie. 1881. 2. Aufl. von Bd. 1. 1897. 2. Aufl. von Bd. 2. 1904.*
Plate L., *Vererbungslehre. Leipzig 1913.*
Sachs, J., *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.*
Spencer, Herbert, *Prinzipien der Biologie. Bd. 1 u. 2. 1876 u. 1877.*
Strasburger, Jost, Schenk, Karsten, *Lehrbuch der Botanik. 11. Aufl. 1911.*
Wilson, E., *The cell in development and inheritance. II. Ausgabe. 1900.*

Literatur Kap. II u. III.

Altmann, *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.*
Arnold, Jul., *Ueber feinere Struktur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchows Archiv. Bd. 77. 1879. p. 181.*
Auerbach, *Organologische Studien. Heft 1. 1874.*
Balbiani, *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoolog. Anz. 1881. p. 637.*
Ballowitz, *Ueber das Epithel der Membrana elastica post. des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 56. 1900. — Zur Kenntnis der Zellsphäre. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1898.*
van Beneden et **Neyt,** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.*
Born, *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43. 1894.*
Boveri, *Zellenstudien. Heft 1: Die Bildung der Richtungskörper 1887; Heft 2: Die Befruchtung und Teilung des Eies von Asc. meg. 1888; Heft 3: Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz etc. 1890; Heft 4: Ueber die Natur der Zentrosomen 1901.*
Bütschli, *Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrbuch. Bd. 10. 1885. — Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. — Ueber die Struktur des Protoplasma. Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 4. Heft 3. 1889. Heft 4. 1890. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 1892. — Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.*
Carnoy, *Mehrere Abhandlungen in La Cellule. Recueil de cytologie et d'histologie générale. — La cytodiérèse chez les arthropodes. T. 1. 1885. — La vésicule germinative et les glob. polaires chez divers nématodes. — Conférence donnée à la société belge de microscopie. T. 3.*
Carnoy et **Lebrun,** *Le vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. La Cellule. T. 12. 1897. — Axolotl et Triton. La Cellule. T. 14. 1898. — Les globules polaires des Urodèles. La Cellule. T. 16. 1899.*
Engelmann, *Ueber den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen. Pflügers Archiv. Bd. 26. 1881.*
Fischer, Alfred, *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma. Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung. Jena 1899.*
Flemming, *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882. — Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 37. 1891. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37. 1891*. — Attraktionssphären und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. Bd. 6. 1891†.*
Fol, *Lehrbuch der vergleich. mikroskop. Anatomie. Leipzig 1884.*

Digitized by Google

Frommann, *Zur Lehre von der Struktur der Zellen. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. 9. 1875. — Zelle. Realenzyklopädie der gesamten Heilkunde. 2. Aufl. 1890.*
Gerlach, J., *Mikroskopische Studien. Erlangen 1858.*
Gurwitsch, *Idiozom und Zentralkörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 56. 1900.*
Hartmann, *Studien am tierischen Ei: 1. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zoolog. Jahrb. Bd. 15. 1902.*
Häcker, *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 41 u. 42. 1893.*
Heidenhain und Cohn, *Ueber die Mikrozentren in den Geweben des Vogelembryos. Morph. Arbeiten. Bd. 7. 1897.*
Heidenhain, Martin, *Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für Kölliker. 1892.*
Heitzmann, C., *Untersuchungen über Protoplasma. Wiener Sitzungsber. mathem.-naturw. Klasse. Bd. 67. 1873.*
Hertwig, Richard, *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morphol. Jahrb. Bd. 2. 1876.*
Hertwig, Oskar, *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. 1. 2. 4. 1875. 1876. 1878. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36. 1890.*
Hofmeister, *Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.*
Klein, E., *Observations on the structure of cells and nuclei. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. 18. 1878. p. 315.*
Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre. 1889.*
Kossel, *Zur Chemie des Zellkerns. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 7. 1882. — Untersuchungen über die Nukleine und ihre Spaltungsprodukte. Straßburg 1881.*
Kupffer, C., *Ueber Differenzierung des Protoplasma in den Zellen tierischer Gewebe. Schriften des naturwissenschaftl. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. 1. Heft 3. 1875.*
Leydig, *Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Tiere. Bonn 1883. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.*
List, *Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. 12. 1897. — Untersuchungen über das Kloakenepithel der Plagiostomen. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 92. 3. Abt. 1885.*
Meves, *Ueber die Frage, ob die Zentrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Halle 1902. — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 61. 1903.*
Miescher, *Verhandl. der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. 1874. — Die histochemischen und physiologischen Arbeiten von Miescher. Leipzig 1897.*
Montgomery, *Comparative cytological studies, with especial reference to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphology. Vol. 15. 1899.*
Morgan, T. H., *The production of artificial astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of Arbacia etc. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 8. 1899.*
Nägeli und Schwendener, *Das Mikroskop. Theorie und Anwendung desselben. 1877.*
Obst, P., *Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 66. 1899.*
Pfitzner, *Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 22. 1883.*
v. Rath, *Ueber eine eigenartige polyzentrische Anordnung des Chromatins. Zool. Anz. 1890.*
Rauber, *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morphol. Jahrb. Bd. 8. 1882.*
Reinke und Rodewald, H., *Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Universität Göttingen. Heft 2. 1881.*
Retzius, Gustav, *Biologische Untersuchungen. Bd. 1 bis 16. 1890—1911.*
Rhumbler, Ludwig, *Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebnisse der Physiologie von Asher u. Spiro. Wiesbaden 1914.*
Schäfer und Lancester, E. R., *Discussion on the present aspect of the cell question. Nature. Vol. 36. 1887.*
Schewiakoff, *Ueber einen neuen bakterienähnlichen Organismus. Hab.-Schrift Heidelberg 1893 und Naturh.-Verein Heidelberg 1893.*
Schiefferdecker und Kossel, *Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. 1891.*
Schmitz, *Untersuchungen über die Struktur des Protoplasma und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Bonn 1880.*
Schwarz, Frank., *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 5. Breslau 1887.*
Solger, *Zur Kenntnis der Pigmentzellen. Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891.*

Digitized by Google

Strasburger, *Zellbildung und Zellteilung. 2. Aufl. Jena 1876. — Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. Bd. 10. 1876*. — Das botanische Praktikum. 2. Aufl. 1887.*
Verworn, *Allgemeine Physiologie. 1. Aufl. Jena 1895 u. folgende.*
Wiesner, *Elementarstruktur und Wachstum der lebenden Substanz. 1892.*
Wilson, E. B., *Experimental studies on cytology, I. A cytological study of artificial parthenogenesis in sea-urchin eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901. — On protoplasmic structure in the eggs of echinoderms and some other animals. Journ. of Morphol. Vol. 15. Suppl. 1899.*
Zacharias, *Ueber den Zellkern. Botan. Zeit. 1882. p. 639. — Ueber Eiweiß, Nuklein und Plastin. Botan. Zeit. 1883. — Ueber den Nucleolus. Botan. Zeit. 1885. — Beitrage zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeit. Bd. 45. 1887. — Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Zeit. 1890.*
Zimmermann, *Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52. 1898.*

Wegen der Titel neu erschienener Schriften zum Kapitel III vergleiche man die Jahresberichte und das ausführliche Literaturverzeichnis von HEIDENHAIN (I 1907, p. 107—110 und 318—326).

Literatur Kap. IV.

Balbiani, *Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Geophiles. Zool. Anz. 1883. No. 155, 156.*
van Bambeke, Ch., *Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. Elimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de Scorpaena. Arch. d. Biol. T. 13. 1893.*
Baumann, *Ueber den von O. Löw und Th. Bokorny erbrachten Nachweis von der chemischen Ursache des Lebens. Pflügers Arch. Bd. 29. 1882.*
Benda, C., *Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. d. Anat. Gesellsch. 15. Vers. in Bonn. 1901. — Die Mitochondria. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 12. 1902. 1903.*
Bunge, *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. Leipzig 1889.*
Ehrlich, P., *Ueber die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1887. — Beiträge zur experiment. Pathologie u. Chemotherapie. Leipzig 1909.*
Engelmann, *Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Botan. Zeit. 1881. — Ueber den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen etc. Pflügers Arch. Bd. 25. 1881*.*
Fischel, A., *Untersuchungen über vitale Färbung. Anat. Hefte. Bd. 16. 1901.*
Goldschmidt, Rich., *Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 21. 1904. — Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5. 1904.*
Haeckel, *Die Radiolarien. 1862.*
Heidenhain, M., *Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — Ueber die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz. Bd. 18. 1900. — Struktur der kontraktilen Materie. (Die sogenannten Intercellularbrücken.) Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 10. 1900. 1901.*
Heidenhain, R., *Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiologie. Bd. 5. 1881.*
Henneguy, *Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Année XXIX. 1893.*
Hertwig, G. und P., *Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.*
Hertwig, Oskar und Richard, *Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. 1890.*
Hertwig, Richard, *Der Organismus der Radiolarien. 1879. — Eireife und Befruchtung. Handb. d. vergleich. u. experiment. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere von O. Hertwig. 1903. — Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1. 1902. — Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1907.*
Hess, *Untersuchungen zur Phagocytenlehre. Virchows Arch. Bd. 109. 1887.*
Langhans, *Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Virch. Arch. Bd. 49. 1870.*

Digitized by Google

Lewitsky, G., *Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Berichte d. Deutsch. bot. Ges. Jahrg. 1910. Bd. 28. 1911.*

Löw und Bokorny, *Die chemische Ursache des Lebens. München 1881.*

Marchand, *Ueber die Bildungsweise der Riesenzellen um Fremdkörper. Virchows Arch. Bd. 93. 1883.*

Metschnikoff, Elie, *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arbeit. d. zoolog. Inst. in Wien. Bd. 5. Heft 2. 1884. — Ueber die Beziehung der Phagocyten zu Milzbrandbacillen. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 96 u. 97. 1884. — Ueber den Kampf der Zellen gegen Erysipelkokken. Ein Beitrag zur Phagocytenlehre. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 107. 1887. — Ueber den Phagocytenkampf bei Rückfalltyphus. Virch. Arch. Bd. 109. 1887. — Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. 1892. — Reactions phagocytaires. Vereeniging secties voor Weetenschappelijken Arbeid. Amsterdam 1904.*

Meves, Fr., *Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 56. 1900. — Ueber Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. 31. 1907. — Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen etc. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72. 1908. — Ueber Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtung am Hühnerembryo. Anat. Anz. Bd. 34. 1909. — Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 92. 1918.*

Meyer, Arthur, *Ueber die Struktur der Stärkekörner. Botan. Ztg. 1881. — Ueber Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Botan. Ztg. 1883. — Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. — Untersuchungen über die Stärkekörner. 1895.*

von Möllendorf, W., *Ueber Vitalfärbung der Granula in den Schleimzellen des Säugerdarms. Verh. anat. Gesellsch. Jena 1913.*

Nägeli, *1) Primordialschlauch. 2) Diosmose der Pflanzenzelle. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 1855. — Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft 2. 1858. — Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran. Sitzungsber. d. bayer. Akad. Bd. 1 u. 2. 1864. — Theorie der Gärung. 1879. — Das Wachstum der Stärkekörner durch Intussuszeption. Bot. Ztg. 1881. — Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- u. Stickstoffverbindungen. Untersuch. über niedere Pilze aus d. pflanzenphysiol. Inst. in München. 1882.*

Pfeffer, W., *Ueber intramolekulare Atmung. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1885. — Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ebenda. Bd. 2. 1886. — 1) Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. 2) Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasma und über osmotische Vorgänge. Abhandl. d. mathemat.-physik. Kl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. 16. 1890.*

Pflüger, *Ueber die physiolog. Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. Physiol. Bd. 10. 1875. — Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Ebenda. Bd. 18. 1878.*

Rhumbler, L., *Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1897.*

Schimper, W., *Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. Bot. Ztg. 1881. — Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883.*

Schmitz, Fr., *Die Chromatophoren der Algen. Vergleich. Untersuch. über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn 1882.*

Schneider, Camillo, *Histologie von Hydra fusca, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 35. 1890.*

Schützenberger, *Die Gärungserscheinungen. 1876.*

Schultze, Max, *Ein heizbarer Objekttisch und seine Verwendung bei Untersuchungen des Blutes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 1. 1865.*

Schultze, Oskar, *Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. 1887. p. 684.*

Strasburger, *Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. — Ueber das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beitr. Heft 2. 1889.*

van der Stricht, *Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Verh. d. Anat. Ges. in Kiel. 1898. p. 128.*

de Vries, Hugo, *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877. — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 16. 1885. — Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*

Waldeyer, W., *Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. 1901. 1903.*

Digitized by Google

Weiss, A., *Ueber spontane Bewegungen und Formänderungen von Farbstoffkörpern. Sitzber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 90. 1884.*
Went, *Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 19. 1888.*
Wiesner, *Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. 1892.*
Wortmann, Jul., *Ueber die Beziehungen der intramolekularen und normalen Atmung der Pflanzen. Arbeit. d. bot. Inst. zu Würzburg. Bd. 2. 1879.*

Verwiesen sei auch auf das ausführliche Literaturverzeichnis von Heidenhain (I 1907, p. 502—506 und 1911 p. 1104—1110).

Literatur Kap. V.

Apáthy, *Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 12. 1899*
de Bary, *Die Mycetozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 10. 1860.*
Berthold, G., *Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.*
Bütschli, *Protozoen. 1. Band von Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. 1889.*
Ecker, Alex, *Zur Lehre vom Bau und Leben der kontraktilen Substanz der niedersten Tiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 1. 1849.*
Engelmann, *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. 1. 1879. — Kontraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 11. 1875. — Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Pflügers Arch. Bd. 19. 1879*. — Ueber die Flimmerbewegung. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 4. 1868.*
Frommann, *Beobachtungen über Struktur- und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle. Jena 1880. — Ueber neuere Erklärungsversuche der Protoplasmaströmungen und über Schaumstrukturen Bütschlis. Anat. Anz. 1890.*
Gurwitsch, *Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 17. p. 49. 1900.*
Henneguy, *Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'Anatomie microscopique. 1898.*
Hensen, *Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie. Bd. 6. 1881.*
Hertwig, O. und R., *Die Actinien. Jena 1879.*
Hertwig, Richard, *Ueber Microgromia socialis, eine koloniebildende Monothalamie des süßen Wassers. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10. 1874.*
Jürgensen, *Ueber die in den Zellen der Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien des Physiol. Instituts zu Breslau. 1861. Heft 1.*
Klebs, *Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biol. Centralbl. Bd. 1. 1881.*
Kollmann, *Ueber tierisches Protoplasma. Biol. Centralbl. Bd. 2. 1882.*
Lenhossek, *Ueber Flimmerzellen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. p. 106. 1898.*
Meves, Fr., *Ueber Zentralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. 14. 1897.*
Nägeli, C., *Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge z. wissensch. Bot. Heft 2. 1860. — Rechts und links. Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Teile. Ebendas.*
Peter, Karl, *Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. 15. p. 271. 1899.*
Purkinje und Valentin, *De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui. 1835.*
Quincke, G., *Ueber periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin 1888.*
Rossbach, *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachen Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Arb. a. d. Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. 1874.*
Sachs, *Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.*
Schwalbe, *Ueber die kontraktilen Behälter der Infusorien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 2. 1866.*
Velten, *Einwirkung strömender Elektrizität auf die Bewegung des Protoplasmas etc. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 73. 1876.*
Verworn, *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. Bd. 48. 1890. — Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.*
de Vries, *Ueber die Bedeutung der Zirkulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeitung. 1885.*

Digitized by Google

Literatur Kap. VI.

Driesch, H., *Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralbl. Bd. 16. 1896.*
Herbst, Curt, *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. 14 u. 15. 1894—95.*
Hertwig, Oscar, *Mechanik und Biologie. Zweites Heft der Zeit- und Streitfragen der Biologie. 1897. (Der Begriff der Kausalität, p. 39.)*
Kern, Berthold, *Das Problem des Lebens in kritischer Bearbeitung. Berlin 1909. p. 108—130.*
Lotze, Hermann, *Leben, Lebenskraft. Wagners Handwörterbuch d. Physiol. Bd. 1. 1842. — Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851.*
Schopenhauer, *Die Welt als Wille und Vorstellung. Sämtliche Werke. Bd. 1, 2, 3. Herausgegeben von Frauenstädt. Leipzig 1881.*
Semon, R., *Der Reizbegriff. Biol. Centralbl. 1910.*
Verworn, *Allgemeine Physiologie. VI. Aufl. 1915. — Erregung u. Lähmung. Eine allgem. Physiol. d. Reizwirkungen. Jena 1914.*

Literatur Kap. VII.

Bouchard, *Théorie de l'infection. Verhandl. d. X. intern. med. Kongr. Berlin. Bd. 1. 1891.*
Buchner, *Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berl. klin. Wochenschr. 1890.*
Bunge, *Vitalismus und Mechanismus. Lehrb. d. physiol. u. pathol. Chemie. 2. Aufl. 1889.*
Brücke, *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. Bd. 4. Wien 1854.*
Cohen, *Vorlesungen über physik. Chemie 1901.*
Cohen und Barrat, *Ueber Galvanotaxis vom Standpunkt der physikalischen Chemie. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.*
Davenport and Neal, *Studies in Morphogenesis. V. On the acclimatization of organisms in poisonous chemical substances. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 2. 1896.*
De Bary, *Vorlesungen über Bakterien. 1885.*
Dehnecke, *Einige Beobachtungen über den Einfluß der Präparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Flora 1881.*
Engelmann, *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Archiv. Bd. 2. 1869. — Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Archiv. Bd. 19. 1879. — Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Ebenda. Bd. 25. 1881. — Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Ebenda. Bd. 29. 1882. — Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Ebenda. Bd. 30. 1883.*
Gabritschevsky, *Sur les propriétés chimiotactiques des leucocytes. Ann. l'Inst. Pasteur. 1890.*
Hertwig, Richard, *Erythropsis agilis, eine neue Protozoe. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885.*
Hertwig, G. und P., *Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81. 1913.*
Hertwig, Oscar und Richard, *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. 1887.*
Hertwig, Oscar, *1890, Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. — Ueber die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung. Eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselprodukte. Jena 1891. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca u. R. esculenta. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 51. 1898.*
Klebs, *Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen. Bd. 2. p. 489. 1886.*
Kühne, W., *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. 1864.*
Künstler, *Les yeux des infusoires flagellifères. Journ. Micr. Paris. 10. Jahrg.*
Leber, *Ueber die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Fortschritte der Medizin. 1888. p. 460. — Die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Leipzig 1891.*
Loeb, J., *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890. — Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere. Pflügers Archiv. Bd. 47. 1890.*
Massart, J., et Bordet, *Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition etc. Journ. de la Soc. R. des sciences médicales de Bruxelles. 1890. — Annales de l'Institut Pasteur. 1891.*
Massart, Jean, *Sur l'irritabilité des Noctiluques. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 25. 1893.*

Digitized by Google

Peter, Heinrich, *Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 20. 1905.*
Pfeffer, W., *Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1885. — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Ebenda. Bd. 1. 1885*. — Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda. Bd. 2. 1886.*
Pouchet,, George, *D'un oeil véritable chez les Protozoaires. Compt. rend. Soc. Biol. No. 36. — Du role des nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journ. de l'Anat. et de Phys. 1872. — Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 10. 1874.*
Pouchet, F. A., *Sur la mutabilité de la coloration des reinettes et sur la structure de leur peau. Compt. rend. T. 26.*
Rawitz, *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1891.*
Seidlitz, *Beiträge zur Deszendenztheorie. Leipzig 1876.*
Stahl, *Ueber den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung. 1880. — Zur Biologie der Myxomyceten. Ebenda. 1884.*
Steinhaus, *Die Aetiologie der akuten Eiterungen. Leipzig 1889.*
Strasburger, *Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen. Jena 1878.*
Velten, *Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegungen. Flora 1876.*
Verworn, *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Archiv. Bd. 45 u. 46. 1889, 1890. — Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.*

Literatur Kap. VIII.

Arnold, Julius, *1887, Ueber die Teilungsvorgänge an den Wanderzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. Ferner mehrere Aufsätze in Virch. Arch. Bd. 93, 98, 103.*
Auerbach, *Organologische Studien. 2. Heft. Ueber Neubildung und Vermehrung der Zellkerne. 1874. — Zur Kenntnis der tierischen Zellen. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1890.*
Balbiani, G., *Recherches sur les phénomènes sexuelles des infusoires. Journ. de l'anat. et phys. T. 4. 1861.*
Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. Jena 1881.*
van Beneden, *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. T. 4. 1883.*
van Beneden et Neyt, *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.*
Blochmann, *Ueber direkte Kernteilung in der Embryohülle der Skorpione. Morphol. Jahrb. Bd. 10. 1885.*
Bonnevie, K., *Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jena. Zeitschr. Bd. 36. 1901.*
Born, *Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.*
Boveri, *Ueber den Anteil des Spermatozoons an der Teilung der Eier. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München. 1887. — Zellenstudien. Jena. Zeitschr. 1887, 1888, 1890. — Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 8. 1892. — Die Entwicklung von Ascaris megalocephala, mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899. — Zellenstudien. Heft 4. Ueber die Natur der Zentrosomen. Jena. Zeitschr. 1901. — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Med.-phys. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35. 1902. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — Zellenstudien. Heft 5. 1905; Heft 6. 1907. — Die Blastomerenkerne von Ascaris megaloc. und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.*
Brandt, *Neue Radiolarienstudien. Mitteil. des Ver. Schleswig-Holstein. Aerzte. Jan. 1890.*
Brauer, *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Ueber die Enzystierung von Actinosphaerium Eichhornii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.*
Buchner, P., *Praktikum der Zellenlehre. Berlin 1915.*
Bütschli, *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. Naturf. Ges. 1876. — Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 5. 1892.*
Calkins, *The phylogenetic significance of certain protozoon nuclei. Ann. New York. Acad. Sci. Vol. 11. 1898.*

Carnoy, *siehe Literatur III. IV.*

Cornil, *Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. Arch. de phys. norm. et pathol. 1887. — Sur le procédé de division indirecte des noyaux et de cellules epithéliales dans les tumeurs. Arch. de Phys. norm. et Path. 3. sér. T. 8.*

v. Davidoff, *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva, einer zusammengesetzten Ascidie. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd. 9. 1889.*

Fick, Rud., *Bemerkungen zu Boveris Aufsatz über die Blastomerenkerne von Ascaris und die Theorie der Chromosomen. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.*

Flemming, W., *Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1879; Bd. 18. 1880; Bd. 20. 1882. — Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887; II. Teil. Ebenda Bd. 37. 1891. — Ueber Zellteilung. Verh. d. Anat. Ges. zu München. 1891*. p. 125. — Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891†. p. 249. — Attraktionssphäre und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. 1891††. — Besprechungen der jährlichen Literatur über die Zelle in Merkel-Bonnets Ergebnissen der Anatomie. Bd. 1—7. 1891—1898.*

Fol, *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jena. Zeitschr. Bd. 7. 1873. — Sur le commencement de l'hénogénie. Arch. des sc. phys. et natur. Genève 1877. — Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15. Oct. 1883. — Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil zoologique suisse. 1884.*

Frenzel, *Die nukleoläre Kernhalbierung etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.*

Gallarda, *Interpretación dinámica de la división celular. Buenos Aires. 1902.*

van Gehuchten, A., *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule. IV. 1890.*

Göppert, *Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.*

Guignard, *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales de scienc. nat. 6. sér. T. 17. 1884. — Nouvelles études sur la fécondation. Annales des scienc. nat. T. 14. Botanique. 1891.*

Häcker, V., *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 5. 1892.*

Hansemann, David, *Ueber pathologische Mitosen. Virch. Arch. Bd. 122. 1891. — Ueber asymmetrische Zellteilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. Virch. Arch. Bd. 119. 1890, 1891, 1892.*

Heidenhain, M., *Cytomechan. Studien. Arch. f. Entw.-Mech. 1895. — Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der zentrischen Systeme. Verhandl. d. anat. Gesellsch. zu Berlin. 1896. — Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der zentrischen Systeme. Morph. Arbeiten. Bd. 7. 1896.*

Henking, *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Teil 1—3. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890; Bd. 51. 1891; Bd. 54. 1892.*

Henneguy, *Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. de l'Anat. T. 27. 1891.*

Herla, V., *Etudes des variations de la mitose chez l'ascaride meg. Arch. de Biol. T. 13. 1893.*

Hermann, F., *Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. p. 569. 1891.*

Hertwig, O., *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. 1, 3 u. 4. 1875, 1877, 1878. — Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. Zeitschr. 1884. — Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. 1890. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890*. — Ueber pathologische Veränderung des Kernteilungsprozesses infolge experimenteller Eingriffe. Internat. Beitr. zur wiss. Med. 1891. — Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90. Abt. II. 1917.*

Hertwig, Paula, *Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911.*

Hertwig, R., *Beiträge zur Kenntnis des Acineten. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1875. — Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jena. Zeitschr. Bd. 11. 1877. — Ueber die Kernteilung bei Actinosphaerium. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 1884. — Ueber die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. 4. 1888. — Ueber Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. Ebenda. Bd. 4. 1888*. — Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayer.*

Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 17. 1889. — Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium. Abhandl. der Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 19. III. Abt. 1898. — Eireifung und Befruchtung. Der Furchungsprozeß. Handb. der vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. Bd. 1. 1903.

Hertwig, O. und R., *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.*

Heuser, E., *Beobachtungen über Zellteilung. Botan. Centralbl. 1884.*

Hirschbruch, *Die Fortpflanzung der Hefezelle. Centralbl. f. Bakter., II. Abt. Bd. 9. 1902.*

Hoyer, H., *Ueber ein für das Studium der „direkten" Kernteilung vorzüglich geeignetes Objekt. Anat. Anz. Bd. 5. 1890.*

Ishikawa, *Studies of reproductive elements. 1. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journ. of the college of science. Imperial university. Japan. Vol. 5. 1891.*

Janssens, J. E., *Beiträge zu der Frage über den Kern der Hefezelle. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 13. 1893. p. 639.*

Jennings, H. S., *The early development of Asplancha. Bull. of Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. 30. 1896.*

Johnson, *Amitosis in the embryonal envelopes of the scorpion. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. 22. 1892.*

Johow, *Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitung. 1881.*

Keuten, J., *Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.*

Klebahn, *Die Keimung von Closterium u. Cosmarium. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 22. 1890.*

Koernicke, M., *Ueber die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe u. Zellen. Berichte d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 23. 1905. — Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Ebenda. p. 404.*

Korschelt, E., *Die Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.*

Kölliker, *Die Lehre von der tierischen Zelle. In Schleiden und Nägelis wiss. Botanik. Heft 2. 1845.*

v. Kostanecki, *Ueber Kernteilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen aus der embryonalen Säugetierleber. Anat. Hefte. 1892.*

Leduc, *Production artificielle des figures de la karyokinèse. Compt. rend. de l'association Franc. pour l'avancem. sci. Congrès de Grenoble. 1904. — Les bases physiques de la vie. Paris 1907.*

Meves, *Zellteilung. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 8. 1898, 1899.*

Meyer, O., *Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jena. Zeitschr. 1895.*

v. Mohl, H., *Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Dissert. Tübingen 1835. Flora 1837.*

Morgan, T. H., *The fertilization of non-nucleated fragments of echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 2. 1895.*

Müller, Cl., *Ueber karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47. 1909.*

Nägeli, *Zellkern, Zellbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. In Schleiden und Nägelis Zeitschr. f. wiss. Bot. Bd. 2 u. 3. 1845, 1846.*

Perthes, *Versuche über den Einfluß der Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 30. 1904.*

Pfeffer, W., *Ueber die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. Berichte der math.-phys. Kl. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1899.*

Platner, *Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschr. Bd. 3. 1885. — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 33. 1889.*

Prenant, *Théories et interprétations physiques de la mitose. Journ. Anat. Physiol. T. 46. 1910.*

Rabl, *Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885, und Anat. Anz. Bd. 4. 1889.*

Ranvier, *Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1888.*

vom Rath, O., *Ueber die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891. p. 331. — Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Reduktionsteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 40. 1892.*

Reichert, *Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müllers Arch. 1846. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847.*

Remak, *Ueber extracellulare Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Müllers Arch. 1852. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.*

Retzius, *Studien über die Zellenteilung. Biolog. Untersuch. Jahrg. 1881.*

Rhumbler, L., *Allgemeine Zellmechanik. Merkel-Bonnets Ergebn. Bd. 8. 1898, 1899. —*

Digitized by Google

Versuch einer mech. Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-mech. Bd. 3. 1896. Bd. 4. 1897. — Mechanische Erklärung der Aehnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen u. Zellteilungsfiguren. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 16. 1903.
Roux, *Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.*
Rückert, *Zur Eireifung bei Copepoden. Anatomische Hefte (Heft 12) 1894.*
Schäfer, *On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. Proc. of the Royal Soc. London 1880.*
Schewiakoff, *Ueber die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. 13. 1888.*
Schneider, *Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. der Oberhessischen Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde. 1873.*
Schottländer, *Ueber Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.*
Schultze, Max, *De ovorum ranarum segmentatione, quae Furchungsprozeß dicitur. Bonn 1863.*
Schultze, Oscar, *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.*
Solger, *Zur Kenntnis der Pigmentzellen. Anat. Anz. 1891. p. 162.*
Strasburger, Ed., *Zellbildung und Zellteilung. 1875. 3. Aufl. 1880. — Ueber den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882. — Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Ebenda. Bd. 23. 1884. — Histologische Beiträge. Heft I: Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche etc. Jena 1888. — Cytologische Studien etc. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 30. 1897.*
zur Strassen, O., *Ueber die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898.*
van der Stricht, *La formation des globules polaires chez Thysanozoon. Arch. Biol. T. 15. 1898.*
Tischler, S., *Chromosomenzahl, -form und -individualität im Pflanzenreich. Progr. rei Bot. 1915.*
Vejdovsky, *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.*
Vejdovsky und Mrazek, *Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 63. 1903.*
Vialleton, *Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Paris 1888.*
Waldeyer, *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888.*
Wilson, E. B., *Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the sea-urchin egg. Journ. of Morph. Vol. 11. 1895.*
Zander, R., *Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zellteilung. Biol. Centralbl. Bd. 12. 1892.*
Ziegler, H. E., *Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891. — Experiment. Studien über Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898; Bd. 16. 1903.*
Ziegler und vom Rath, *Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.*
Zoja, R., *Sulla independenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. Bd. 11. 1895.*

Ausführliche Literaturzusammenstellungen über Kern- und Zellteilung findet man in den Berichten von Flemming und Meves in den verschiedenen Jahrgängen von Merkel-Bonnets „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte".

Literatur Kap. IX.

Arrhenius, Svante, *Das Werden der Welten. Leipzig 1907. Kapitel VIII. Ausbreitung des Lebens durch den Weltraum.*
Born, Gustav, *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. Bd. 8. 1893. — Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahrb. d. Schles. Ges. Zool.-bot. Sekt. 1894.*
Bovert, Th., *Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. 1910.*
Driesch, H., *Entwicklungsmechanische Studien. IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. Jahrg. 8. 1893.*
Hertwig, Oscar, *Die Chätognathen, eine Monographie. 1880. — Welchen Einfluß übt die Schwerkaft auf die Teilung der Zellen? Jenaische Zeitschr. 1884. — Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen der Froscheier und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1893.*

Digitized by Google

— *Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.* — *Ueber eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raume so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf und Schwanzende bestimmen läßt. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. Haeckel 1904.*

Jennings, *The early development of Asplanchna. Bull. of Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. 30. 1896.*

Kölliker, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1843.*

Lillie, *Adaption in cleavage. Woods Holl Biol. Lect. 1898.* — *The organization of the egg of Unio. Journ. Morph. Vol. 17. 1901.*

Morgan, Th. Hunt, *The development of the frogs egg. New York 1897.* — *A study of variation in cleavage. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.*

Pflüger, *Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Arch. f. die gesamte Physiol. Bd. 31 u. 32. 1883.* — *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. 3. Abh. Ebenda. Bd. 34. 1884.*

Rabl, C., *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. 5. 1879.*

Rauber, A., *Formbildung und Cellularmechanik. Morph. Jahrb. Bd. 6. 1880.* — *Tier und Pflanze. Akademisches Programm. Zool. Anz. 1881.* — *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.*

Roux, Wilh., *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. 1895.*

Sachs, *Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2. 1882.*

Whitman, C. O., *The inadequacy of the cell-theory of development. Woods Holl Biol. Lectures. 1893.*

Wilson, *The cell-lineage of Nereis. Journ. of Morph. Vol. 6. 1892.* — *Experiments on cleavage and lokalization in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 16. 1903.*

Ziegler, *Ueber Furchung unter Pressung. Verhandl. d. Anat. Ges. 1894.*

Literatur Kap. X.

Artom, C., *Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere Artemia. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9. 1912.*

Balbiani, *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prem. part. Recueil. Zool. Suisse. 1889.*

Boveri, *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1889.* — *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.* — *Zellenstudien. Heft 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.* — *Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 3. Jena 1910.*

Gates, R., *1909 The stature and chromosoms of Oenothera gigas. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.* — *Tetraploid mutants and chromosome Mechanisms. Biol. Centralbl. Bd. 33. 1913.*

Gerassimow, *Ueber den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. impériale des naturalistes de Moscou. 1901.* — *Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1. 1902.*

Gregori, R. P., *On the genetics of tetraploid plants in Primula sinensis. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. Vol. 87. 1914.*

Gruber, *Ueber die Einflußlosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum einzelliger Tiere. Biol. Centralbl. Bd. 3. 1884.* — *Ueber künstliche Teilung bei Infusorien. Ebenda. Bd. 4 u. 5. 1885 u. 1886.*

Haberlandt, *Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.*

Hertwig, G., *Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. 1913.*

Hertwig, Oscar und Richard, *Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jena 1879.* — *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.*

Hertwig, O., *Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 2. Bd. 82. 1913.*

Hertwig, G. und P., *Triploide Froschlarven. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Festschr. f. O. Hertwig. 1920.*

Hertwig, Richard, *Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. Bd. 23. Heft 1 u. 2. 1903.*
Hofer, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 24. 1889.*
Ishikawa, *Cytologische Studien von Dahlia. Botanical Magazine Tokyo. Bd. 25.*
Kahle, W., *Die Paedogenese der Cecidomyiden. Zoologica. Bd. 55. 1908.*
Keeble, F., *Gigantism in Primula sinensis. Journ. of Genetics. Bd. 2. 1912/13.*
Klebs, *Ueber den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1887.*
Korschelt, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 4. 1889.*
Kühn, A., *Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus de Geer. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 35. 1912.*
Loeb, Jacques, *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.*
Lutz, A. M., *Triploid mutants in Oenothera. Biol. Centralbl. Bd. 32. 1912.*
Marchal, Él. et Ém., *1909 et 1911 Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg. 1911.*
Nussbaum, *Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.*
Strasburger, E., *Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histologische Beiträge. Bd. 5. 1893. — Chromosomenzahl. Jena 1911.*
Tischler, G., *1910 Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Arch. f. Zellforschung. Bd. 5. — Chromosomenzahl, -form u. -individualität. Progr. rei botan. Bd. 5. 1916.*
Verworn, *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51. 1891.*
de Vries, *Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin, Bornträger, 1913.*
Winkler, H., *Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 8. 1916.*

Literatur Kap. XI.

Armbruster, L., *Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.*
Auerbach, *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz etc. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. 1891. No. 35.*
v. Baehr, W. B., *Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti etc. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.*
Balbiani, *Recherches sur les phénomènes sexuels des infusoirs. Journ. de la Physiol. T. 4. 1861.*
van Beneden, *siehe Kapitel VIII.*
van Beneden et Julin, *La spermatogénèse chez l'ascaris megalocephala. Bull. de l'Acad. Belg. 3e sér. T. 7. 1884.*
Berghs, *La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. No. I u. II: La cellule. T. 21. Fasc. 1 u. 2. 1904. No. III: Ibid. T. 22. 1904.*
Berthold, *Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd. 2. 1881.*
Böhm, *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888. — Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1891.*
Boveri, Th., *Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1886. — Befruchtung. Merkel-Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 1. 1892. — Das Problem der Befruchtung. Jena 1902. — Zellenstudien I—VII. — Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Jena 1907. — Ueber Geschlechtschromosomen bei Nematoden. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4. 1910.*
Brachet, A., *La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. 30. 1910. — Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de Rana fusca. Arch. d. Zool. expér. et gén. Ve sér. T. 6. 1910.*
Brauer, *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.*
Buchner, P., *Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren etc. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.*
Bütschli, O., *Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Gesellsch. Bd. 10. 1876.*

— *Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörper. Biol. Centralbl. Bd. 4. 1885.*

Calberla, *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 30. 1878.*

Cannon, W. A., *Studies in plant hybrids. The Spermatogenesis of hybrid peas. Contributions from New York Bot. Garden. 1903.*

Carnoy, J. B., *La vésicule germinative et les globules polaires chez l'ascaris mégalocephala. La Cellule. T. 2. 1886; T. 3. 1887.*

Carnoy et **Lebrun,** *La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. La Cellule. T. 12, 14, 16, 17. 1897—1900.*

Conklin, E. G., *The embryology of Crepidula. Journ. Morph. Vol. 13. 1897. — The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of Crepidula. Biol. Bull. Vol. 2. 1901. — Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula and other Gasteropoda. Journ. Acad. Nat. soc. Philad. II. ser. Vol. 12. I. 1902.*

Dublin, Louis, *The history of the germ-cells in Pedicellina americana. Annals of the New York Acad. of sciences. Vol. 16. 1905.*

Edwards, C. L., *The idiochromosomes in Ascaris megaloc. and Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforschung. Bd. 5. 1910.*

Engelmann, *Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morphol. Jahrbuch. Bd. 1. 1875.*

Falkenberg, P., *Die Befruchtung und der Generationswechsel von Cutleria. Mitteil. aus d. zoolog. Station zu Neapel. 1879. — Die Algen im weitesten Sinn. Schencks Handb. d. Botanik. Bd. 2. 1882.*

Farmer and **Moore,** *On the essential similarities existing between the heterotype nuclear division in animals and plants. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.*

Fick, *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 56. 1893. — Vererbungsfragen, Reduktion und Chromosomenhypothesen. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 16. 1906.*

Fol, H., *Archives des sciences physiques et naturelles. Génève, 15. Okt. 1883. — Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Archives des scienc. phys. et nat. de Génève. Troisième sér. T. 25. 1891.*

Gardiner, E. G., *The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. Morphol. Vol. 15. 1898.*

Giard, A., *Sur la signification morphologique des globules polaires. Revue scient. T. 20. 1877. — Sur les modifications qui subit l'œuf des Méduses phanérocarpes avant la fécondation. Compt. rend. de l'Acad. des scienc. Paris. 1877.*

Giardina, A., *Origine dell' oocita e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. 18. 1901. — Sui primi stadi dell' oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.*

Grégoire, V., *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La cellule. T. 21. 1904.*

Griffin, *Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphaea. Journ. of Morphol. Vol. 15. 1899.*

Gross, J., *Die Spermatogenese von Syromastes. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. 20. 1904.*

Guignard, L., *Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux. Annales des sciences natur. T. 14. Botanique. 1891. — Sur les anthérozoides et la double copulation chez les végetaux angiospermes. Compt. rend. Paris. 1899. — L'appareil sexual et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. Bot. 8e sér. T. 11. 1900. — La double fécondation dans le Mais. Journ. de Bot. T. 15. 1901.*

Gulick, A., *Ueber die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden, nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1911.*

Gutherz, S., *Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin. 1911. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 69. 1907. — Ueber ein bemerkenswertes Strukturelement (Heterochromosomen?) in der Spermiogenese des Menschen. Ebenda. Bd. 79. 1912.*

Guyer, M. F., *The spermatogenesis of the domestic Guinea. Anat. Anz. B. 34. 1909. — Accessory chromosomes in man. Biol. Bull. Vol. 19. 1910.*

Häcker, V., *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 5. 1892. — Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895. — Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und der mütterlichen Kernbestandteile. Ebenda Bd. 46. 1895. — Die Reifungserscheinungen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 8. 1898. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899. — Ueber die Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. Bd. 20. 1902. — Ueber das Schicksal der*

Digitized by Google

elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1902. — Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1. Jena 1907.

Hartmann, Max, *Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14. 1909. — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung und Vererbung) des Phytomonadinea. 2. Mitteilung. Ueber die dauernde, rein agame Züchtung von Eudorina elegans und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Preuß. Acad. d. Wiss. Bd. 52. 1917. — Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften. Heft 24 u. 25. 1918. — Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 20. 1918.*

Hartog, M., *Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quart. Journ. of microsc. science. 1891.*

Henking, *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 49, 51, 54. 1890, 1891, 1892.*

Herla, *Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocephale. Archiv Biol. T. 13. 1895.*

Herlant, M., *Sur le mécanisme de la fécondation et d'allure du développement dans les œufs de grenouille di- et trispermiques. Bull. de la Soc. roy. des sciences med. et nat. de Bruxelles. 1910. — Recherches sur les œufs di- et trispermiques de grenouille. Arch. de Biol. T. 26. 1911.*

Hertwig, Oscar, *Siehe Lit. VIII, 1875, 1877, 1878, 1890. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. — Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Vortrag auf dem internat. Kongreß Sept. 1904 zu St. Louis. Separat. Jena 1905. — Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 90. Abt. 2. 1917.*

Hertwig, Richard, *Ueber die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München. Bd. 4. 1888. — Ueber Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. Ebenda 1888ᵇ. — Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. 17. 1889. — Ueber Befruchtung und Konjugation. Verhandl. d. deutschen Zool. Gesellsch. 1892. — Eireife und Befruchtung. Handb. d. vergl. und exper. Entwicklungslehre von O. Hertwig. Bd. 1. 1903. — Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biolog. Zentralbl., Bd. 32. 1912.*

Ishikawa, *Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluken. Zool. Anz. 1891. No. 353. — Studies of reproductive elements. 1. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journ. of the college of science. Imper. University Tokyo. Vol. 5. 1891.*

Julin, Ch., *Ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis. Bull. Sc. France. T. 25. 1893.*

Kingsbury, *The spermatogenesis of Desmognathus. The Americ. Journ. of Anat. Vol. 1. 1902.*

Klebahn, *Studien über Zygoten. Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 22. 1890. — Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Ebenda Bd. 29. 1896.*

v. Klinckowström, *Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.*

Korschelt, E., *Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 60. 1895.*

Korschelt und Heider, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1902.*

v. Kostanecki, *Die Befruchtung des Eies von Myzostoma gl. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.*

Kostanecki und Wierzejski, *Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanz im befruchteten Ei. (Phys. font.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.*

Lameere, *Etudes sur la réproduction. Bruxellel 1890.*

Lebrun, *La vesicule germinative et les globules polaires chez les anoures. La Cellule. T. 19. 1902. — Les cinèses sexuelles chez Diemyctilus torosus. Ibid. T. 20. 1902.*

Mark, E. L., *Maturation, fecondation and segmentation of Limax campestris. Bullet. of the museum of comp. Zool. at Harvard college. Vol. 6. 1881.*

Maupas, E., *Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de Zool. expér. et génér. 2ᵉ sér. T. 7. 1889.*

Mc Clung, *Notes on the accessory chromosome. Anat. Anz. Bd. 20. 1901. — A peculiar nuclear element in the male reproduction cells of insects. Biol. Bull. Vol. 2. 1899. — The accessory chromosome, sex-determinant? Ebenda. Vol. 3. 1902. — The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Ebenda. Vol. 9. 1905.*

Digitized by Google

Mead, A. D., *Some observations on maturation and fecondation in Chaetopterus perg. Journ. Morphol. Vol. 10. 1895.*

Meves, Fr., *Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 48. 1897. — Spermiocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Ebenda. Bd. 70 1907. p. 414.*

Montgomery, *The spermatogenesis in Pentastoma up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Bd. 12. 1898. — Chromatin reduction in the Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22. 1899. — A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. 1901. — Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ-cells. Biol. Bull. Vol. 6. 1904. — Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. phil. Soc. N. S. Vol. 21. 1906.*

Moore, J. E. S., *On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. 38. 1896.*

Morgan, T. H., *A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. exper. Zool. Bd. 7. 1909. — Sex limited inheritance in Drosophila. Science. N. S. Vol. 32. 1910. — Heredity and sex. New York. Columbia University Press. 1913.*

Morrill, C. V., *The chromosomes in the ovogenesis, fertilization and cleavage of coreid Hemiptera. Biol. Bull. Vol. 19. 1910.*

Nachtsheim, H., *Cytologische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mell.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.*

Nawaschin, *Resultate einer Revision des Befruchtungsvorganges bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. de Sc. de St. Pétersbourg. T. 9. 1898. — Neue Beobachtungen über Befruchtung bei Fritillaria und Lilium. Bot. Centralbl. Bd. 77. 1899. — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotyledonen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 18. 1900. — Näheres über die Bildung der Spermakerne bei Lilium Martagon. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 2e sér. T. 3. 1910. — Ueber das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Oesterr. bot. Zeitschr. Jahrg. 1909.*

Nussbaum, *Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880.*

Oppel, *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.*

Paulmier, F. C., *Chromatin Reduction in the Hemiptera. Anat. Anzeiger. Bd. 14. 1898. — The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Suppl. Vol. 15. 1899.*

Platner, *Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886. — Ueber die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888/89.*

Pringsheim, *Ueber die Befruchtung der Algen. Monatsber. d. Berl. Akad. 1855. — Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Ebenda. 1869.*

Prowazek, *Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz. Bd. 25. 1901.*

vom Rath, O., *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892. — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculata. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 57. 1893. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.*

Rosenberg, O., *Ueber die Tetradenbildung eines Drosera-Bastards. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 22. 1904.*

Rückert, J., *Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte. Bd. 4. 1894. — Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892. — Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Merkel-Bonnets Ergebn., Bd. 3. 1894. — Ueber das Selbständigbleiben väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895. — Die Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anz. Bd. 10. 1895. — Nochmals zur Reduktionsfrage. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.*

Sabaschnikoff, *Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenesis von Ascaris. Bull. Soc. Nat. Moscow. 1897.*

Sala, L., *Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.*

Schleip, W., *Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 3, 1912.*

Seiler, J., *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 18. 1917.*

Selenka, *Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.*

Schreiner, *Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. Anat. Anz. Bd. 24. No. 22. 1904.*

Stevens, N. M., *Studies in spermatogenesis. I and II. Carnegie Inst. Washington 1905 and 1906. — A study of the chromosomes of certain Diptera. Journ. exper. Zool.*

Digitized by Google

Vol. 5. 1908. — Further studies on the chromosomes of the Coleoptera. Ebenda. Vol. 6. 1909. — An unpaired heterochromosome in the Aphids. Ebenda. Vol. 6. 1909.*

Strasburger, *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. — Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894. No. 23 u. 24. — Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosoma und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900. — Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Ztg. Jahrg. 58. 1900. — Ueber Befruchtung. Ebenda. Jahrg. 59. 1901. — Ueber Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1904.*

Sutton, W., *On the morphology of the chromosome group in brachystola magna. Biol. Bull. Vol. 4. 1902. — The chromosomes in heredity. Ibid. Vol. 4. 1903.*

Tretjakoff, *Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1904.*

Wagner, Jul., *Einige Beobachtungen über die Spermatogenese der Spinnen. Zool. Anz. Bd. 19. 1896. — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. d. Kaiserl. naturf. Gesellsch. in St. Petersburg. Bd. 26. 1896.*

Waldeyer, W., *Befruchtung und Vererbung. Vortrag auf der 69. Vers. dtsch. Naturf. u. Aerzte. 1897.*

Weismann, *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 33. 1880. — Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.*

Weismann und **Ishikawa,** *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg Bd. 3. 1887. — Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. Bd. 3. Abt. f. Morph. 1889.*

Wheeler, W. M., *The maturation, fecondation etc. of Myzostoma gl. Journ. Morph. Vol. 10. 1895.*

Wilcox, *Spermatogenesis of Caloptenus and Cicada. Anat. Anz. Bd. 10. 1895. — Longitudinal and transverse division of chromosomes. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.*

Wilson, E. B., *An atlas of the fertilization and Karyokinesis of the ovum. New York 1895. — Studies on chromosomes I—VII. Journ. Exp. Zool. Vol. II 3. Vol. II 4. 1905. Vol. III. 1906. Vol. VI. 1909. Vol. IX. 1910. — The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911.*

Wilson and **Mathews,** *Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. Journ. Morph. Vol. 10. 1895.*

Zacharias, Otto, *Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.*

Zoja, R., *Sulla independenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.*

Siehe ferner: **Auerbach,** *Lit. VIII, 1874;* **Boveri,** *Lit. VIII, 1887, 1888, 1890;* **Fol,** *Lit. VIII, 1877.*

Ueber die in den letzten Jahren erschienene Literatur vgl. die Jahresberichte!

Literatur Kap. XII.

Abderhalden, *Neuere Versuche über künstliche Parthenogenesis und Bastardierung. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1904.*

Baltzer, F., *Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5. 1910.*

de Bary, A., *Ueber apogame Farne und die Erscheinungen der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. Bd. 36. 1878. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. 1881.*

Bataillon, E., *La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 11. 1901. — Le problème de la fécondation circonscrit par l' imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. Arch. de Zool. expér. Sér. 5. T. 6. 1910.*

Bischoff, L. W., *Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoiden dabei spielen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847.*

Blochmann, F., *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Univ.-Festschr. Heidelberg. 1886. — Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887. — Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Ebenda. Bd. 15. 1889.*

Born, G., *Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 27, 1886.*

Boveri, Th., *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München. Bd. 5. 1889. — Ueber die*

Digitized by Google

Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.

Brachet, A., *Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de Rana fusca. Arch. de Zool. expér. Sér. 5. T. 6. 1910. — Etudes sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca. Arch. de Biol. T. 26. 1911. — Les idées sur la parthénogenèse expérimentale. Revue des Idées. T. 5. 1908.*

Brauer, *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43. 1894.*

Castle, W. E., *The early embryology of Ciona intestinalis. Bull. Mus. compar. Zool. Harvard College. Vol. 27. 1895/96.*

Correns, C., *Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Centralbl. Bd. 33. 1913.*

Darwin, *Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.*

Delage (Yves), *Etudes sur la mérogonie. Arch. Zool. expér. Sér. 3. T. 7. 1899. — Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Ebenda. 1899*. — Sur la maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Ebenda. Sér. 3. T. 9. 1901. — Les théories de la fécondation. Verhandl. d. V. internat. Zool.-Kongr. zu Berlin. 1901*. — Einfluß der Kohlensäure auf die Parthenogenese. Centralbl. f. Physiol. 1902.*

Dubois, *Sur la spermase et l'ovulase. Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biol. T. 52. 1900.*

Ernst, A., *Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, G. Fischer, 1918.*

Federley, H., *Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachor., curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb. Bd. 9. 1913.*

Fischer, Martin, und **Ostwald, Wolfgang**, *Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. Pflügers Arch. Bd. 106. 1905.*

Focke, *Die Pflanzenmischlinge. Bot. Ztg. 1881.*

Garbowski, T., *Ueber parthenogenetische Entwicklung der Ascariden. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1903.*

Godlewski jun., Emil, *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. 20. 1906. — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik. Heft 9. 1909. — Studien über Entwicklungserregung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911. — Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. III. Teil. Bd. 2. 1912/14.*

Greely, A. W., *On the effect of variations in the temperature upon the process of artificial parthenogenesis. Biol. Bull. Vol. 4. 1903.*

Gutherz, S., *Selbst- und Kreuzbefruchtung bei solitären Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44. 1904.*

Guyer, M., *Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons. A dissertation. The University of Chicago. 1900.*

Hartmann, Max, *Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 16. 1909. — Siehe ferner Kap. XI.*

Hensen, *Die Physiologie der Zeugung. Handb. d. Physiol. Bd. 6. 1881.*

Herbst, C., *Vererbungsstudien. I—VII. 1906, 1907, 1909, 1912. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. u. 22, 24, 27, 34.*

Herlant, *Sur le mécanisme de la fécondation et l'allure du développement dans les œufs de grénouille di- et trispermiques. Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. de Bruxelles. 1910. — Recherches sur l'antagonisme de deux spermes provenant d'espèces éloignés. Anat. Anz. Bd. 42. 1912.*

Hertwig, Günther, *Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 79. 1912. — Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911. — Kreuzungsversuche an Amphibien. Wahre und falsche Bastarde. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 91. 1918. — Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 77. 1911.*

Hertwig, G und P., *Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913. — Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84. 1914.*

Hertwig, Oscar, *Kritische Betrachtungen über neuere Erklärungsversuche auf dem Gebiete der Befruchtungslehre. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1905. — Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. Scientia. Bd. 12. 1912.*

Hertwig, Oscar und **Richard**, *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885. — Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.*

Digitized by Google

Hertwig, P., *Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio Arch. f. mikr. Anat. Festschrift f. O. Hertwig. 1920.*

Hertwig, R., *Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig 1896.*

van Herwerden, M. A., *Ueber den Einfluß der Spermatozoen von Ciona intestinalis auf die unbefruchteten Eier von Strongylocentrotus lividus. Anat. Anz. Bd. 40. 1912.*

Hildebrand, *Die Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen etc. Leipzig 1867.*

Iwanoff, Elie, *De la fécondation artificielle chez les mammifères. Arch. d. Sc. biol. T. 12. No. 4 u. 5.*

Jost, L., *Ueber die Selbststerilität einiger Blüten. Botan. Ztg. 1907.*

Keller, *Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. Zool. Anz. Bd. 10. p. 583. 1887.*

Klebs, *Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1889.*

Kniep, H., *Untersuchungen über den Antherenbrand (Ustilago violacea). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Botanik. 11. Jahrg. 1919.*

v. Kostanecki, K., *Ueber künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei Mactra. Bull. Akad. Soc. Krakau. 1902. — Ueber parthenogenetische Entwicklung der Eier von Mactra mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörper. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 78. Abt. 2. 1911.*

Krüger, Eva, *Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden Rhabditis. Zool. Anz. Bd. 40. — Fortpflanzung und Keimzellbildung von Rhabditis aberrans. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 105. 1913.*

Kupelwieser, H., *Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27. 1909.*

Lécaillon, A., *La parthénogenèse naturelle rudimentaire. Bull. scientif. de la France. Sér. 7. T. 44. 1910.*

Lidforss, B., *Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 12. 1914.*

Lillie, Ralph S., *Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in starfish eggs and the conditions of its action. Journ. of exper. Zool. Vol. 5. 1908.*

Loeb, Jaques, *On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal Larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea-urchin. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 3. 1899. — Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. Ebenda. Vol. 4. 1900. — Experiments on artificial parthenogenesis in annelids (Chaetopterus) and the nature of the process of fertilization. Ebenda. Vol. 4. 1901. — Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93. 1902. — On a method by which the eggs of a sea-urchin (Strongylocentrotus) can be fertilized with the sperm of a starfish (Asterias ochr.). Univ. of Calif. Public. Physiol. Vol. 1. 1903. — Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. 1906. — Ueber die Natur der Bastardlarven zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentr. franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26. 1908. — Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Uebersetzt von E. Schwalbe. Leipzig 1906. — Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. (Künstliche Parthenogenese.) Berlin 1909.*

Loeb, Jaques, and **Warren, H. Lewis**, *On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of sea-urchins by potassium cyanide. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 6. 1902.*

Loeb, Jaques, Fischer, Martin, und **Nelson, Hugh**, *Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 87. 1901.*

Mathews, *Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 6. 1901.*

Moenkhaus, W. J., *The development of the Hybrids between Fundulus Heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Journ. of Anat. Vol. 3. 1904.*

Morgan, Th., *The fertilization of nonnucleated fragments of echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895. — Further studies in the action of salt-solutions and other agens on the eggs of Arbacia. Ebenda. Bd. 10. 1900. — Cross- and Self-Fertilization in Ciona intestinalis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. 1910.*

Müller, Hermann, *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873.*

Nägeli, C., *Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. zu München. 1865. — Die Theorie der Bastardbildung. Ebenda. 1866.*

Newman, *Further studies on the process of heredity in Fundulus hybrids. Journ. exper. Zool. Vol. 8. 1910.*

Oppermann, K., *Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.*

Digitized by Google

Petrunkewitsch, Alex, *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontol. Bd. 14. 1901. — Künstliche Parthenogenese. Ebenda. 1904.*

Pflüger, *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 29. 1882.*

Pieri, J. B., *Un nouveau ferment soluble: l'ovulase. Arch. de Zool. expér. et génér. Sér. 3 T. 7. p. 29. 1899.*

Platner, G., *Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888/89. — Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.*

Poll, H., *Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von Cairina moschata (L.) ♂ und Anas boschas ♀. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1906. — Mischlingsstudien. IV. Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verhandl. d. Anat. Ges. in Brüssel. 1910. — Mischlingsstudien. V. Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911. — Mischlingsstudien. VI. Eierstock und Ei bei fruchtbaren und unfruchtbaren Mischlingen. Ebenda. Bd. 78. 1911.*

Poll, H., und Tiefensee, H., *Mischlingsstudien: Die Histiologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1907.*

Schücking, *Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97. 1903.*

Sprengel, *Das entdeckte Geheimnis der Natur, die Befruchtung der Blumen durch Insekten. 1793.*

Standfuss, Max, *Gesamtbild der bis Ende 1908 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. 16. Jahrg. der „Insektenbörse". 1899.*

Stevens, N. M., *Experimental studies on eggs of Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15. 1902.*

Strasburger, E., *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909.*

Teichmann, E., *Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 37. 1903.*

Tennent, D. H., *The chromosomes in cross-fertilized Echinoid eggs. Biol. Bull. Vol. 13. 1907.*

Tichomirow, *Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Suppl.-Bd. 1886. — Eigentümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.*

Tischler, G., *Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Berlin 1907. — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 1908.*

de Vries, H., *Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig 1903.*

Wassilieff, *Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22. 1902.*

Weismann, *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33. 1880. — Ueber die Vererbung. Jena 1883. — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*

Wiesner, *Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Bd. 3. 1902.*

Wilson, E. B., *The chemical fertilization of the sea-urchin. Science. N. S. Vol. 12. 1900.*

Winkler, H., *Ueber Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Kl. 1900. — Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901. — Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.*

Woodruff, L., *Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 21. 1911.*

Ziegler, H. E., *Experimentelle Studien über die Zellteilung, Furchung ohne Chromosomen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6. 1898.*

Literatur Kap. XIII.

Bergh, R. S., *Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anz. 1892.*

Blumenbach, *Ueber den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäft. 1781.*

Bonnet, *Considérations sur les corps organisés. Amsterdam 1762.*

Born, *Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.*

Boveri, *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München. 1889. — Ueber die Charaktere von Echinidenbastard-*

Digitized by Google

larven bei verschiedenem Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Substanzen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 43. 1914.

Conklin, Ed., *The mechanism of heredity. Science. Vol. 27. 1908. — Organ-forming substances in the eggs of ascidians. Biol. Bull. Vol. 8. 1905.*

Chabry, *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1887.*

Darwin, *Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Bd. 2.*

Driesch, *Entwicklungsmechanische Studien. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53. Leipzig 1891.*

Hensen, V., *Die Grundlage der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 14. 1885.*

Herbst, C., *Vererbungsstudien VII, X. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. 1912. Bd. 39. 1914.*

Hertwig, Günther, *Die Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911. — Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. 1913.*

Hertwig, Oscar, *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. — Urmund und Spina bifida. Ebenda. Bd. 39. 1892. — Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. 1892. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909. — Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1910. — Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Ebenda. 1910. — Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Ebenda. 1911. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experiment. Zeugungs- und Vererbungslehre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911. — Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82. 1913.*

Hertwig, Paula, *Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87. 1916. — Keimesschädigung durch physikalische und chemische Eingriffe. Sammelreferat. Arch. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 19. 1918.*

Hinderer, Th., *Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 38. 1914.*

His, W., *Die Theorien der geschlechtlichen Zeugung. Arch. f. Anthropol. Bd. 4 u. 5. 1871. 1872. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. 1874.*

v. Kölliker, *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885. — Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismannschen Theorie von der Kontinuität des Keimplasma. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.*

Lams, H., *Recherches sur l'oeuf de Cobaye. Maturation, fécondation, segmentation. Compt. rend. de l'association des anatomistes. Bruxelles 1910.*

Loeb, *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Organbildung und Wachstum. 1892.*

Lundegard, H., *Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910.*

Meves, *Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz. Bd. 40. 1912.*

Müller, Johannes, *Handbuch der Physiologie des Menschen. 1833—1840.*

Müller, Joseph, *Ueber Gamophagie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung und Vererbung. Stuttgart 1892.*

Nussbaum, *Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880. — Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Ebenda. Bd. 23. 1884.*

Pflüger, *loc. cit. Kap. VII.*

Prenant, A., *La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. 47.*

Rabl, Carl, *Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. 1906.*

Roux, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryos im Froschei. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. 1885. — Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virch. Arch. Bd. 114. 1888.*

Sachs, *Ueber Stoff und Form von Pflanzenorganen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. 2 u. 3. 1893.*

Digitized by Google

Strasburger, *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. — Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888. — Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im Organismenreich. Jena 1905.*
Van der Stricht, O., *La structure de l'oeuf des mammifères (Chauve-Souris, Vesperugo IIIe partie. Mémoires de l'Acad. R. de Belgique. 2 sér. T. 2. 1909.*
Vöchting, *Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.*
de Vries, Hugo, *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*
Weismann, *Ueber Vererbung. 1883. — Die Kontinuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. 1885. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. 1886. — Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887. — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*
Wiesner, *Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. 1892.*
Wolff, Kaspar Friedr., *Theorie von der Generation. 1764.*

Literatur zu Abschnitt II: Die Mendelschen Regeln.

Allen, G., *The heredity of coat colour in mice. Proc. Am. Acad. of Arts and Sc. Vol. 40. 1904.*
Bateson, W., *Mendel's principles of heredity. Cambridge 1909.*
Castle, W. E., *Mendels law of heredity. Proceed. of the Amer. Acad. of arts and Sc. Vol. 38. 1903. — Heredity of coat characters in Guinea-pigs and rabbits. Publications of the Carnegie Inst. of Washington. 1905.*
Correns, C., *Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. 1900. — Die Ergebnisse der neusten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ebenda. Bd. 19. 1902. — Ueber Vererbungsgesetze. Berlin 1905.*
Davenport, C. B., *Colour inheritance in mice. Wonderhorses and Mendelism. Science. N. S. Vol. 19. 1904. — Inheritance in poultry. Carnegie Inst. Publ. 1907.*
Darbishire, A. D., *On the bearing of Mendelian principles of heredity on current theories of the origin of species. Memoir. and proceed. of the Manchester literary and philos. society. Vol. 48. 1904.*
Haacke, W., *Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906.*
Haecker, V., *Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904. — Ueber Axolotlkreuzungen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.*
Lang, A., *Ueber Bastarde von Helix hortensis und H. nemoralis. 1908. — Ueber Vererbungsversuche. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909. — Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1909. Jena 1914.*
Lotsy, J. P., *Vorlesungen über Deszendenztheorie etc. Achte Vorlesung:, Erblichkeit. Jena 1908.*
Mac Curdy and **W. E. Castle**, *Selection and cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigment and coat-patterns in rats and guinea-pigs. Publ. of de Carnegie Inst. of Washington. 1907.*
Mendel, Gregor, *Versuche über Pflanzenhybriden. Zwei Abhandl. 1865 u. 1869. Abgedruckt in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. No. 121. 1901.*
Morgan, T. H., *Are the germ-cells of Mendelian hybrids „pure". Biol. Centralbl. Vol. 26. 1906. — Localization of the hereditary material in the germ-cells. Proc. Nat. Acad. Sciences. Vol. 1. 1915.*
Morgan, Sturtevant, Müller, Bridges, *The mechanism of Mendelian heredity. New York 1915.*
Müller, H. J., *The mechanism of crossing-over. Am. Naturalist. Vol. 50. 1916.*
Nachtsheim, H., *Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren zytologische Grundlage. Zeitschr. f. induktive Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 20. 1919.*
Toyama, K., *On some silk-worm crosses, with special reference to Mendel's law of heredity. Bull. of the college of Agricult. Tokyo imper. Univ. Vol. 7. 1906.*
Tschermak, E., *Der gegenwärtige Stand der Mendelschen Lehre etc. Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchsw. in Oesterreich. 1902. — Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 5. Jahrg. 1908.*
de Vries, Hugo, *Die Mutationstheorie. 1901 u. 1903. Bd. 2. Elementare Bastardlehre. 1903. — Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig 1903. — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Vorlesungen ins Deutsche übertragen von H. Klebahn. Berlin 1906.*
Wilson, E. B., *Mendels principles of heredity and the maturation of the germ-cells. Science. 1902.*

Wegen der neuesten Literatur vergleiche die Lehrbücher über die Vererbungslehre von Baur (I 1914) und Goldschmidt (I 1914), Lang, A. (I 1914) und die anderen unter Kap. I zitierten Lehrbücher von Bateson, Johannsen, Plate, Haecker.

ZWEITER HAUPTTEIL.

Die Zelle im Verband mit anderen Zellen.

Digitized by Google

Digitized by Google

Der erste Hauptteil handelte von den allgemeinen fundamentalen Lebenseigenschaften der Zelle in anatomischer und physiologischer Beziehung. Die Zelle wurde als ein in sich abgeschlossener Elementarorganismus betrachtet. Von diesem Gesichtspunkt aus wurden ihre chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften studiert; die Bewegungserscheinungen und die Reizbarkeit des Protoplasma, sein Stoffwechsel und seine formative Tätigkeit, endlich die Vermehrung der Zelle auf dem Wege der Teilung und ihre sexuelle Affinität, die zur Besprechung der Morphologie und Physiologie des Befruchtungsprozesses Veranlassung gab.

Nun führt aber die Zelle in der Natur nur in den wenigsten Fällen ein Leben als Organismus für sich, nämlich nur in den Fällen, wo es sich um die niedrigsten, einzelligen Lebewesen, oder in den Fällen, wo es sich um die allererste Entwicklungsstufe der vielzelligen Organismen, um Eier und Samenfäden, handelt. In allen anderen Fällen tritt uns die Zelle nur als ein untergeordneter und daher unselbständiger Teil einer höheren, zusammengesetzteren Organisation entgegen. Nachdem sie ihre Selbständigkeit als elementares Lebewesen verloren hat, wird sie, je höher Tier und Pflanzen organisiert sind, in ihren Lebensäußerungen auch noch durch ihre vielerlei Beziehungen im vielzelligen Organismus, von welchem sie ein Teil geworden ist, bestimmt oder determiniert. In diesem Prozeß offenbart sich uns erst das organisierte Leben in seinem ganzen Reichtum und führt zu Leistungen, die uns in ihrer höchsten Vollendung schließlich im menschlichen Organismus entgegentreten, in dessen komplizierten Lebensäußerungen materieller und geistiger Natur die Physiologie nur die kombinierte Wirkung zahlloser kleiner, einander unter- und nebengeordneter, zu einer höheren Lebenseinheit verbundener Elementarzellen erblickt. Die Zelle selbst aber erscheint uns bei diesem Prozeß in zahllosen neuen, unendlich verwickelten Beziehungen, welche bisher unberücksichtigt gelassen wurden.

Somit haben wir uns jetzt noch mit den allgemeinen Beziehungen zu beschäftigen, welche durch die Zusammenordnung der Zellen zu Teilen eines höheren Ganzen geschaffen werden: mit der Lehre von den verschiedenen organischen Individualitätsstufen, mit den Mitteln, durch welche die Zellen in den höheren Einheiten zusammengehalten und in Abhängigkeit voneinander gebracht werden, mit den äußeren und inneren Faktoren der organischen Entwicklung, mit dem Gesetz der Arbeitsteilung und Differenzierung, mit den Gesetzen und Erscheinungen des Wachstums und der Formbildung. Zum Schluß soll endlich noch auf einige allgemeinste Fragen der Biologie eingegangen werden: auf das

Digitized by Google

Problem der Vererbung, auf den Begriff der naturhistorischen **Art** oder der Species, auf das biogenetische Grundgesetz etc.

So wird der zweite Teil meiner allgemeinen Biologie eine Theorie der organischen Entwicklung enthalten. Ich nenne sie die Theorie der Biogenesis, da sie sich in vielen Punkten, besonders aber in der Art der Beweisführung und Darstellung, von ähnlichen Theorien meiner Vorgänger, von der Theorie der Epigenesis, der Pangenesis, der Keimplasmatheorie etc. bald mehr, bald minder wesentlich unterscheidet. Wie ich schon bei verschiedenen Gelegenheiten bemerkt habe, hängt mit der weiteren wissenschaftlichen Ausbildung der allgemeinen Biologie der Zelle auch die weitere Ausbildung der allgemeinen Entwicklungstheorie auf das engste zusammen.

VIERZEHNTES KAPITEL.

Die Individualitätsstufen im Organismenreich.

Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens, die im ersten Hauptteil besprochen wurden, ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren. So unendlich verschieden auch sonst die organischen Individuen voneinander sein mögen, hierin stimmen sie alle überein, von der einfachsten Amöbe bis zum höchsten Wirbeltier.

In morphologischer Hinsicht dagegen bieten uns die organischen Individuen die allergrößten Verschiedenheiten dar. Hier sehen wir einfache Zellen als selbständige Organismen leben, dort sind viele untereinander zu einem zusammengesetzten Lebewesen, zu vielzelligen Pflanzen und Tieren verbunden, und wieder in anderen Fällen sehen wir Tiere, die uns in vielen Arten im System als selbständige Lebenseinheiten begegnen, abermals zu höheren Lebenseinheiten, zu Tierstöcken, in mannigfacher Weise vereint. So bietet uns das Organismenreich gewissermaßen eine Stufenfolge niederer und höherer organischer Individualitäten dar, oder in anderen Worten: die zahllosen organischen Individuen lassen sich in Individuen niederer und höherer Ordnung einteilen.

Die einzelnen Individualitätsstufen stehen in einer ganz bestimmten gesetzmäßigen Beziehung zueinander. Organische Formen, welche uns auf der niedersten Individualitätsstufe als selbständige Lebenseinheiten, als einzellige Pflanzen und Tiere, bekannt geworden sind, ausgerüstet mit allen Eigenschaften zum Leben, begegnen uns auf der nächsthöheren Stufe wieder, aber jetzt nur als untergeordnete und daher unselbständig gewordene Teile einer höheren und zusammengesetzteren Lebenseinheit; diese besitzt zwar alle Bedingungen zum Leben, ihre Teile aber sind, losgetrennt vom Ganzen, sehr häufig nicht mehr für sich lebensfähig. Es sind Formeinheiten, die zwar einzeln lebenden Zellen sehr ähnlich sein können, trotzdem aber, da sie sich nicht mehr als selbständig und existenzfähig erweisen, nicht mehr dem Begriff entsprechen, welchen wir oben mit dem Wort „Individuum" verbunden haben.

Aus diesem Grunde sind mehrere Forscher veranlaßt worden, zwei verschiedene Arten des Individualitätsbegriffes aufzustellen und das physiologische und das morphologische Individuum voneinander zu unterscheiden. Jenes ist ein selbständiges Lebewesen nach der oben gegebenen Definition; dieses dagegen ist eine Formeinheit, welche zwar morphologisch, d. h. nach Aussehen, Struktur und Zusammen-

Digitized by Google

setzung, einem physiologischen Individuum gleicht, aber nicht in physiologischer Beziehung; denn es stellt keine selbständige Lebenseinheit mehr dar; es ist als ein abhängiger Teil in eine höhere physiologische Individualität eingegangen oder mit anderen Worten zu einem anatomischen Element von ihr geworden.

An der hier gegebenen schärferen Fassung des Individualitätsbegriffes, über welchen sich in der Literatur so viele abweichende Darstellungen vertreten finden, soll im folgenden festgehalten werden. Wir werden dann den Individualitätsbegriff auf manche Teile nicht anwenden dürfen, für welche er in anderen Lehrbüchern gebraucht worden ist. So führt z. B. Haeckel in seiner generellen Morphologie als morphologische Individuen zweiter Ordnung die Organe auf, die Zellfusionen, Gewebe, Organsysteme und Apparate, als Individuen dritter Ordnung die Antimeren oder Gegenstücke eines Körpers, als Individuen vierter Ordnung die Metameren oder Folgestücke. (Haeckel I 1866.)

Nach unserer Definition können derartige Teile nicht mehr unter den Individualitätsbegriff fallen. Denn was man für gewöhnlich ein Organ, ein Antimer, ein Metamer nennt, ist irgendeiner Art der im System vorkommenden physiologischen Individuen in keiner Weise vergleichbar. Es sind Bildungen sui generis. Organische Individuen, seien es physiologische oder anatomische, können nur auf dem Wege der Zeugung entweder durch Teilung oder Knospung ihren Ursprung nehmen. Organe, Metameren und Antimeren aber entstehen durch einen Sonderungs- oder Differenzierungsprozeß aus einer ungesonderten Zellenmasse. Die gegliederten Würmer, die Arthropoden, und Wirbeltiere stehen daher auf keiner höheren Individualitätsstufe als die sogenannten einmetamerigen Tierformen (Würmer, Mollusken etc.); denn sie sind keine Aggregate von solchen. Was sie über jene erhebt, ist nur durch eine größere Differenzierung ihrer verschiedenen Organsysteme hervorgerufen.

Allerdings kann es vorkommen, daß sich ein Organ von einem Organismus abtrennen und ihn längere Zeit überleben kann. Als Beispiel hierfür wird so häufig der bekannte Hectocotylus aufgeführt; in früherer Zeit wurde er sogar für das rudimentäre Männchen eines Tintenfisches gehalten, aber er ist nichts anderes als der abgelöste und kriechend sich fortbewegende Arm eines solchen. Nach unserer Definition ist also der Hectocotylus nur ein während kürzerer Zeit überlebender Teil eines Organismus; er ist kein eigenes physiologisches Individuum, da ihm die wichtigste Eigenschaft eines solchen, sich dauernd selbst zu erhalten, fehlt: denn er kann weder sich durch Nahrungsaufnahme ernähren, noch sich durch Fortpflanzung vermehren.

Desgleichen können wir nicht der eigenartigen Fassung, welche Huxley dem Individualitätsbegriff zu geben versucht hat, das Wort reden. Um Schwierigkeiten, die bei der Bestimmung der Individualität in manchen Fällen entstehen, zu vermeiden, hat Huxley vorgeschlagen, als das organische Individuum schlechtweg die Summe aller Formen zu bezeichnen, welche aus einem befruchteten Ei hervorgehen können.

Nach Huxleys Definition kann das Individuum zwar in vielen Fällen ein konkretes Einzelwesen sein und so dem entsprechen, was man für gewöhnlich darunter versteht, wie bei den Wirbeltieren, bei welchen aus dem Ei ein einziger Organismus entsteht, der wieder Zeugungsprodukte hervorbringt. In anderen Fällen aber setzt sich das Huxley-

sche Individuum aus vielen Einzelgrößen zusammen, die teils neben-, teils nacheinander existieren; es ist also gar kein einheitlicher Körper, sondern eine Summe unter den gemeinsamen Begriff der Abstammung gebrachter Einzelwesen. Das ist z. B. stets der Fall, wenn aus dem befruchteten Keim, wie so häufig, ein Organismus entsteht, der sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt. Dann findet das Huxleysche Individuum seine Vollendung und seinen Abschluß erst von dem Moment, wo im Leben der Art wieder Geschlechtsprodukte von dem Organismus gebildet werden.

So bezeichnet, um ein Beispiel zu geben, Huxley 1. die aus einem befruchteten Medusenei hervorgehende Polypenform, 2. die von ihr auf ungeschlechtlichem Wege abstammenden, mehr oder minder zahlreichen Polypen und 3. die zum Schluß auftretende Medusenform, die endlich wieder Eier und Samen produziert, als das organische Individuum kat' exochen. Man hat es auch, weil es sich, wie im obigen Beispiel, aus einer Folge von Formen zusammensetzt, die durch Zeugung auseinander hervorgehen, als das genealogische Individuum, und die Fassung, welche Huxley dem Individualitätsbegriff gegeben hat, als die genealogische bezeichnet.

Wir halten es nicht für wünschenswert, den Begriff des Individuums in dem Huxleyschen Sinne zu fassen, da es so vollständig der gewöhnlichen Sprech- und Denkweise widerspricht. Uns scheint es viel empfehlenswerter, zur Bezeichnung der genealogischen Verhältnisse, deren begriffliche Zusammenfassung wir mit Huxley allerdings für notwendig halten, das Wort Zeugungskreis zu gebrauchen, wie es bereits von vielen Forschern und so auch schon im ersten Teil dieses Werkes (p. 288, 364) geschehen ist. Wir sind mit Spencer der Ansicht, daß es unstatthaft ist, das Wort „Individuum" auf eine Anzahl gesondert lebender Körper anzuwenden. „Es steht", wie Spencer bemerkt, „ein solcher Sprachgebrauch vollständig im Widerspruch mit der Vorstellung, welche dieses Wort gewöhnlich in uns hervorruft. Es würde jedem zum mindesten sonderbar erscheinen, wenn man die zahllosen Massen von Anacharis Alsinastrum, die innerhalb weniger Jahre in unseren Flüssen, Kanälen und Sümpfen gewachsen sind, alle als Teile eines einzelnen Individuums bezeichnen wollte; und trotzdem müßten sie so bezeichnet werden, wenn wir die Huxleysche Definition annehmen wollten, da die Pflanze in England keinen Samen erzeugt und die zahllosen Massen derselben einfach durch diskontinuierliche Ausbildung entstanden sind."

Nach dieser allgemeinen Auseinandersetzung über die Fassung des Individualitätsbegriffes soll auf die einzelnen drei Stufen, zu denen sich im Organismenreich die Individualität entwickelt hat, noch etwas genauer eingegangen werden.

I. Die organischen Individuen erster Ordnung.

Die Zellen sind die elementaren Einheiten des ganzen Organismenreichs. Die unzähligen Arten von Pflanzen und Tieren, die uns bekannt sind, verharren entweder dauernd auf der Stufe einzelner Zellen, oder sie treten uns wenigstens stets am Anfang ihrer Entwicklung in der Form einer Zelle entgegen. So viele Species die Systematik in der Organismenwelt unterscheidet, so viele spezifisch unterschiedene Zellen oder so viele Species von Zellen,

Digitized by Google

so viele **Artzellen** muß es geben, verschieden voneinander in ihrem stofflichen Aufbau.

Wie in dem Abschnitt „Die Zelle als Anlage eines Organismus“ (p. 404) schon ausgeführt worden ist, müssen die spezifischen Charaktere, durch welche sich zwei Säugetiere oder zwei Vögel voneinander unterscheiden, nach dem **„ontogenetischen Kausalgesetz“** (p. 405) in der Ei- und Samenzelle bereits der Anlage nach vorhanden sein. Wird ein Hühner- und ein Entenei in derselben Brutmaschine gleichzeitig bebrütet, so entsteht unfehlbar nach bestimmter Zeit aus jenem ein Hühner- und aus diesem ein Entenküchlein. Da beide Eier sich gleichzeitig unter genau den gleichen Bedingungen entwickeln, so muß der zureichende Grund für die zutage tretenden Speciesunterschiede schon in der unbebrüteten Eizelle notwendigerweise gegeben sein. Doch dürfen wir bei unserem logischen Schluß nicht in den oft gemachten Fehler verfallen, daß wir alle in der ausgebildeten Huhn- und Entenspecies wahrnehmbaren unzähligen Unterschiede einfach in die Eizellen zurückverlegen und zu einem kleinen Miniaturbild zusammenschachteln. Vielmehr ist hierbei nicht zu übersehen, daß die ganze Entwicklung eines Vogels sich in eine unendliche Reihe von Prozessen, die auseinander hervorgehen und sich Schritt für Schritt komplizieren, zerlegen läßt, und daß schon wenige und kleine Unterschiede zweier Anlagen am Anfang der Reihe dadurch, daß sie sich millionen- und milliardenfach in notwendig gesetzmäßigerweise Weise lawinenartig anwachsend summieren, zum Grund für zahlreiche und große Unterschiede in den Endresultaten werden können.

Nägeli, Hering und Wigand haben sich eines Gleichnisses bedient, um den Unterschied zwischen den Verschiedenheiten der Eizellen und den Verschiedenheiten der aus ihnen entstehenden Species zu versinnbildlichen; sie haben dazu die Natur der krummen Linien gewählt. „Ihre analytischen Formeln enthalten die nämlichen Bestandteile; geringe Veränderungen in der Formel bringen bald eine andere Linie der nämlichen Art, bald eine spezifisch verschiedene Linie hervor. Ihre Anfänge, d. h. kurze Abschnitte der ganzen Bewegung, sind einander äußerst ähnlich und dem Auge kaum unterscheidbar; aber sie sind verschieden im Prinzip, und wenn sie verlängert werden, so treten ihre Verschiedenheiten immer deutlicher hervor, und die Linien geben sich als Kreis, Ellipse, Hyperbel, Parabel etc. zu erkennen. Auch darin stimmen diese geometrischen Figuren mit den Pflanzenarten überein, daß, wenn wir in einer komplizierten Formel gewisse Größen verschwinden lassen, daraus eine einfachere Linie entsteht; auf ähnliche Weise unterscheidet sich die Pflanzenart einer höheren Stufe von derjenigen einer tieferen Stufe dadurch, daß bei jener ein Element vorhanden ist, welches bei dieser mangelt, daß im einzelligen Zustande bei jener gewisse Differenzen wirksam werden, welche bei dieser Null sind.“ (Nägeli I 1884, p. 67.)

In der **„Artzelle“** sehen wir daher die spezifischen Eigenschaften der organischen Species in ihre einfachste Formel gebracht, freilich in eine Formel, welche für den Forscher zurzeit noch nicht zu entziffern ist. Doch dürfte wohl der Schluß nahe liegen, daß die feinere, in der Beschaffenheit ihres Idioplasma (p. 409) begründete Organisation der Zelle bald einfacher, bald mehr oder minder zusammengesetzt, eventuell sogar außerordentlich zusammengesetzt sein wird, je nachdem die Organismenspecies, die durch sie repräsentiert wird, einen einfacheren oder höheren Entwicklungsgang einschlägt. Eine

Digitized by Google

Algen- oder Pilzzelle, die nur wieder isoliert lebende oder zu Fäden oder anderen einfachen Gestalten verbundene Algen- und Pilzzellen in ihrem Entwicklungszyklus hervorbringt, wird in ihrer Organisation tief unter Zellen stehen, die zum Ausgangspunkt für den Entwicklungszyklus einer höheren Pflanze, geschweige eines höheren Tieres dienen.

Im Lichte des „ontogenetischen Kausalgesetzes" betrachtet erscheint die Zelle, welche in populären Schriften des Darwinismus mit Vorliebe als etwas so „Einfaches" hingestellt wird, als eine Form des Lebens, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades in der Organisation des Stoffes zuläßt. Denn da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann, da ferner die verschiedenen Pflanzenspecies sich auch auf mehrere Hunderttausende belaufen, kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach ihrer Anlage und also auch in ihrer Organisation verschieden sind, unsere Erde bevölkert. Hierzu gesellt sich noch die große Schar der einzelligen Lebewesen. Und doch muß die so sich ergebende ungeheuere Zahl artverschiedener Zellen noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und erwägen, daß in früheren Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahlreiche Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterschieden haben, gelebt und in ihrer Ontogenese mit einem Zellenstadium begonnen haben. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekannten Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere, oder der Taube, des Hundes etc. erinnert.

Was von den Unterschieden zwischen den einzelnen Species und Varietäten, das gilt natürlich in gleicher Weise von allen Unterschieden selbst individueller Art, soweit diese erblich sind und nicht während der Entwicklung und im Leben des einzelnen Individuums direkt durch äußere Einwirkungen hervorgerufen worden sind. Auch sie müssen in feinen, individuellen Besonderheiten des Idioplasma der Artzelle begründet sein. Um dieser Konsequenz der Lehre von der Artzelle und des ontogenetischen Kausalgesetzes einen Ausdruck zu geben, hat FICK (1907) die Bezeichnung „Individualplasma" vorgeschlagen. Er will durch sie zum Ausdruck bringen, „daß wohl für jedes Individuum eine spezifische, lebende, organisierte Plasmaart anzunehmen sei, in der alle Vorbedingungen für die ganze individuelle Entwicklung und die Entstehung aller ererbten und erworbenen individuellen Eigenschaften gegeben sind."

Indem im Organismenreich alles Leben von der „Artzelle" ausgeht, ein jeder Entwicklungsprozeß mit ihr beginnt und wieder zu ihr zurückführt, bildet sie unter allen Individualitätsstufen, die man unterscheiden kann, sowohl in morphologischer als in physiologischer Hinsicht die allgemeinste und wichtigste Form, in der sich das organische Leben äußert; sie ist zugleich nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse das organische Individuum einfachster Art. Durch den Zusatz einfachster Art soll natürlich nicht ausgeschlossen sein, daß nicht die Zelle selbst noch

Digitized by Google

in einfachere Lebenseinheiten zerlegbar sei; haben wir doch selbst schon im ersten Teil (p. 58, 420) die Perspektive angedeutet, daß solches in Zukunft wahrscheinlich noch gelingen wird und daß jetzt schon in dem Zelleninhalt kleinere, sich durch Teilung vermehrende Stoffeinheiten nachweisbar sind. Doch können wir solche solange nicht als selbständige Elementarorganismen bezeichnen, als nicht der Nachweis geführt ist, daß sie auch außerhalb der Zelle lebensfähig sind oder wenigstens sich selbständig lebenden Organismen vergleichen lassen, die einfacher als Zellen sind und im organischen Entwicklungsprozeß als die Vorstufen von ihnen betrachtet werden müssen. Solange es aber auf diesem Gebiete zurzeit an jedem auf Erfahrung beruhenden Anhalt fehlt, muß die empirische Forschung die Zelle als die einfachste elementare Form des Lebens hinnehmen.

II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung.

Das System des Organismenreiches lehrt uns sehr verschiedenartige Vereinigungen von Zellen kennen. Die sich hier darbietenden zahllosen Formen kann man in zwei Gruppen teilen: in lose Verbände oder Zellkolonien und in feste, innige Vereinigungen mit mehr oder minder weit durchgeführter Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Elementarindividuen erster Ordnung. Beide Gruppen sind durch Uebergangsformen untereinander verknüpft, so daß es zuweilen im einzelnen Fall schwer ist, zu entscheiden, zu welcher der beiden Gruppen man eine Form hinzurechnen soll.

1. Zellkolonien.

Zellkolonien finden sich innerhalb der Ordnungen der niederen Algen, der Flagellaten, der Infusorien etc.

Bei den Algen liegen die einzelnen Zellen in einem Mantel von Gallerte eingehüllt, bald weit auseinander, bald sind sie dichter zusammengerückt; je nach der Art sind sie in Reihen (Nostochinae) hintereinander oder in kleinen Haufen (Fig. 353) angeordnet oder in der Fläche zu einem Netz (Hydrodictyon, Pediastrum) oder zu mehr oder minder großen kugeligen Massen (Volvocineen) vereinigt (Fig. 354). In manchen Fällen sind die einzelnen Zellkörper ganz voneinander gesondert, von der verbindenden Gallerte abgesehen, in anderen Fällen wieder hängen sie durch einzelne feine Protoplasmafäden untereinander zusammen oder berühren sich mit ihren Oberflächen unmittelbar. Bei vielen Species trennen sich in gewissen Perioden die einzelnen Elementarteile als Fortpflanzungskörper vollständig voneinander, indem die Kolonie aufgelöst wird.

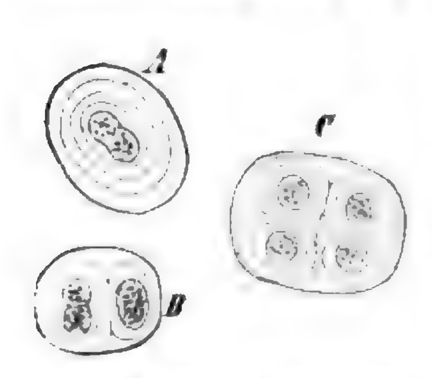


Fig. 353. **Gloeocapsa polydermatica.** A Beginn der Teilung, B links, kurz nach der Teilung, C im Ruhezustande. Vergr. 540.

Bei Vergleichung verwandter Arten kann man den Uebergang von loseren zu festeren Vereinigungen auf das deutlichste beobachten. Als ein derartiges Beispiel gibt Nägeli, welcher sich mit dem Studium der niederen Algen so eingehend beschäftigt hat, die in Fig. 355 wiedergegebene bild-

Digitized by Google

liche Darstellung: a einer Chroococcacee, b einer Nostochacee und c einer Oscillariacee in vier aufeinanderfolgenden Generationen I, II, III, IV.

„Bei den Chroococcaceen (a) können die Zellen, nachdem sie sich voneinander losgelöst haben, sich im Wasser zerstreuen oder durch Gallerte in geringer Entfernung voneinander festgehalten werden. Bei

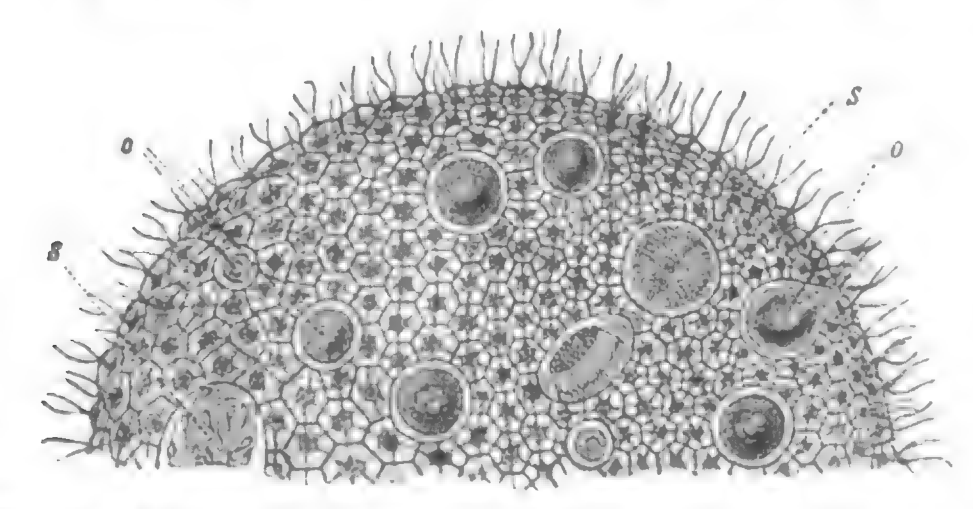


Fig. 354. **Volvox globator, geschlechtliche hermaphroditische Kolonie.** Nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI kombiniert und etwas schematisiert. Nach LANG. *S* männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier).

den Nostochaceen (b) sind die mehr oder weniger kugeligen Zellen nur mit einer kleineren Stelle der Oberfläche, bei den Oscillariaceen (c) sind die zylindrischen Zellen mit den ganzen Endflächen verbunden." Zu diesem Beispiel bemerkt NÄGELI, daß man bei den niederen Algen „oft in Zweifel gerät, ob man ein mehrzelliges Gebilde als eine Kolonie einzelliger Individuen oder als ein mehrzelliges Individuum ansprechen soll."

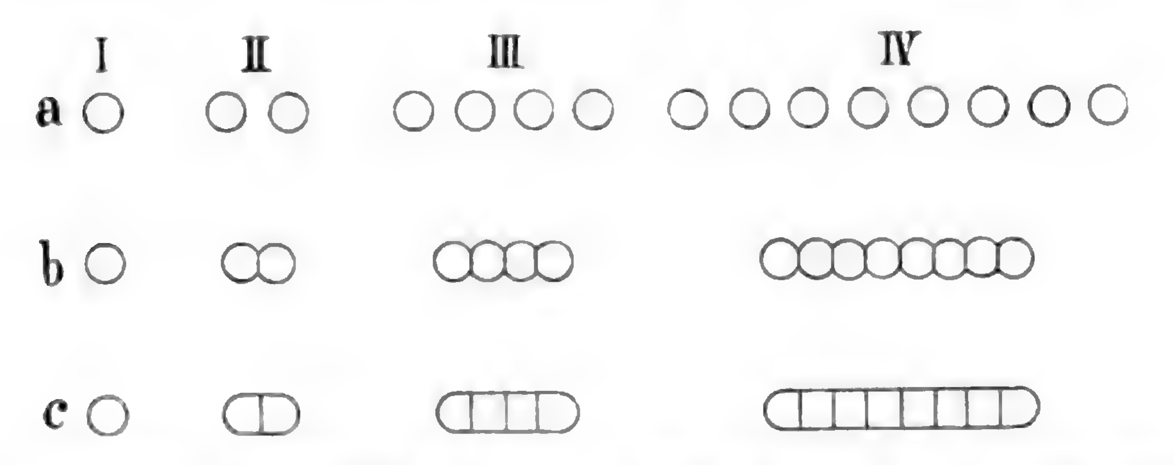


Fig. 355. Schematische Darstellung a einer Chroococcacee (Gloeothece oder Synechococcus), b einer Nostochacee und c einer Oscillariacee, in vier aufeinanderfolgenden Generationen, I, II, III, IV. Nach NÄGELI.

Losen Vereinigungen begegnet man zuweilen auch bei den Rhizopoden, bei Flagellaten und bei Infusorien. Ich erinnere an die von RICHARD HERTWIG beschriebene Mikrogromia socialis (Fig. 356), eine kleine, in eine Schale eingeschlossene Monothalamie, die mit anderen Individuen gleicher Art durch ihre sich verzweigenden Pseudo-

Digitized by Google

podien bald zu kugeligen Haufen, bald mehr zu Netzen verbunden ist. Ich erinnere an manche Infusorienarten, welche eine weiche, reichliche Gallerte abscheiden, in der die durch Teilung entstehenden Generationen zu größeren, meist kugeligen Kolonien verbunden bleiben.

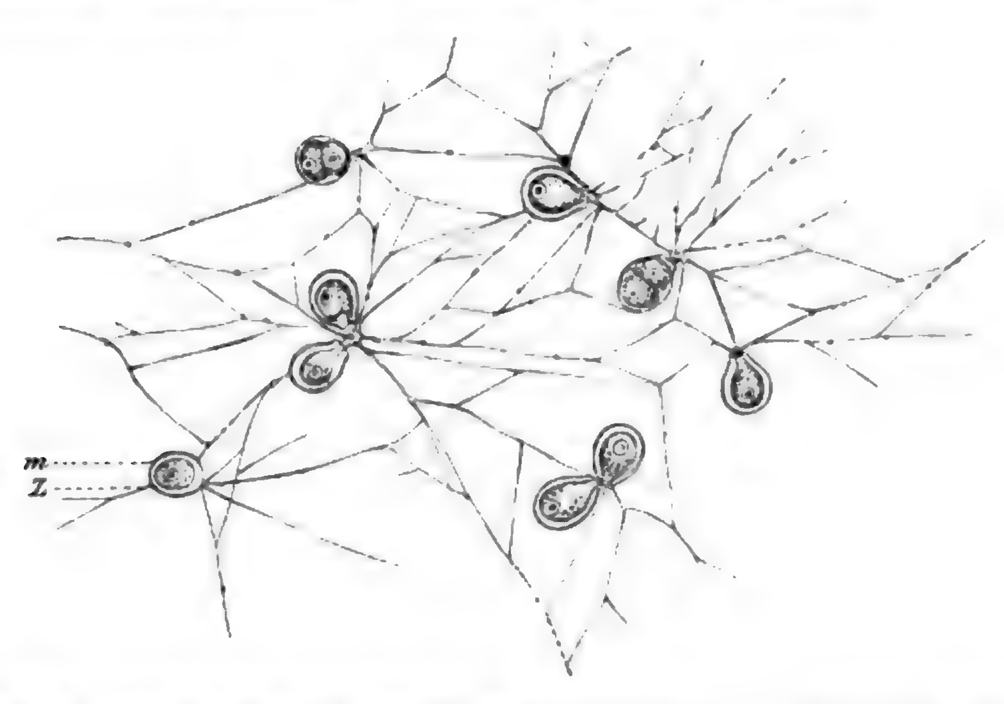


Fig. 356. **Eine Kolonie von Mikrogromia socialis im ausgebreiteten Zustand.** Nach RICHARD HERTWIG. Ein Teil der Individuen ist durch Querteilung in zwei Teilstücke zerfallen; manche von ihnen hängen noch paarweise mit ihren Pseudopodienstielen zusammen.

Eine andere Art kolonialer Vereinigung kommt wieder dadurch zustande, daß manche Flagellaten und Infusorien mit einem Körperende in einen langen, kontraktilen Stiel übergehen, durch den sie gemeinsam an eine Unterlage befestigt sind. Wenn sie sich durch Teilung ver-

Fig. 357.

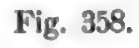


Fig. 358.

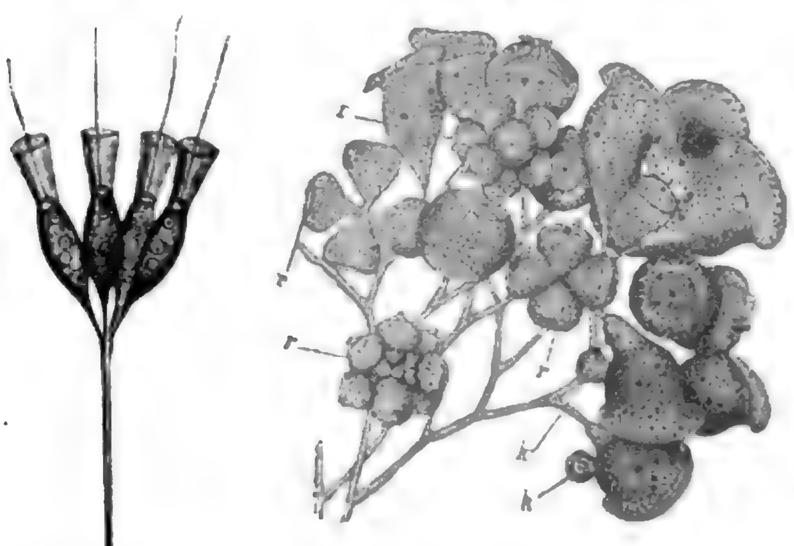


Fig. 357. **Codonocladium umbellatum. Eine koloniale Flagellate.** Nach STEIN aus R. HERTWIG.

Fig. 358. **Epistylis umbellaria.** Nach GREEFF aus R. HERTWIG. Teil einer in „knospenförmiger Konjugation" begriffenen Kolonie. *r* Die durch Teilung entstandenen Mikrosporen. *k* Mikrogameten in Konjugation mit den Makrogameten.

mehren, bleiben bei vielen Arten die Tochter- und Enkelzellen an dem Stielende verbunden (Fig. 357). Oder es entstehen baumförmig verzweigte Kolonien (Fig. 358), zusammengesetzt aus einem kontraktilen

Digitized by Google

Hauptstamm, von welchem dichotom sich teilende Nebenäste ausgehen, an deren Enden die einzelnen Individuen wie Beeren an den Stielen einer Traube ansitzen. Solche Kolonien sehen äußerlich manchen Hydroidpolypenstöckchen außerordentlich ähnlich.

2. Durch innigen Zellverband entstandene, mehrzellige Organismen (Personen).

Wie schon oben bei den Algen bemerkt wurde, führen alle möglichen Uebergänge von den losen Zellaggregaten zu festeren Verbänden, die einen mehr einheitlichen Charakter tragen. Während wir in den oben beschriebenen Fällen (Fig. 353—358) mehr geneigt sind, den Verband als Kolonie vieler einzelliger Individuen zu bezeichnen, sind wir bei den jetzt zu betrachtenden Formen nicht im Zweifel, den Verband als ein einziges mehrzelliges Individuum aufzufassen. Bei jenen sehen wir in physiologischer Hinsicht mehr die Vielheit, bei diesen mehr die Einheit der zusammengescharten Zellenmassen in den Vordergrund treten, wodurch unser Urteil über die Individualität des Aggregats bestimmt wird.

Auch hier kommen indessen wieder zwei Verschiedenheiten zum Vorschein; auf der einen Seite finden wir vollständige Verschmelzung der Zellen, so daß jede Abgrenzung zwischen ihnen verloren gegangen ist, auf der anderen Seite bleiben die Zellen voneinander durch deutliche Grenzen gesondert und sind nur meist bis zu unmittelbarer Berührung dicht aneinander gelagert. Im ersten Fall bestehen die Organismen aus einer bald kleineren, bald größeren Protoplasmamasse, in welcher zahlreiche Kerne, zuweilen viele Hunderte und Tausende, in regelmäßigen Abständen verteilt sind. Man hat ein solches Gebilde ein Syncytium oder eine Zellenfusion genannt.

a) Syncytien oder Zellenfusionen.

Syncytien können in zweierlei Weise entstehen. In seltenen Fällen sind es kleine, einkernige, amöboide Zellen, welche in größerer Anzahl zusammentreten und mit ihren Protoplasmaleibern verschmelzen, während sich die Kerne getrennt erhalten. Als Beispiel sei die Entwicklung der Myxomyceten angeführt (Fig. 359). Aus den Sporen derselben (a und b) kriechen kleinste, einkernige Amöben (c) hervor und wandeln sich bald in Schwärmzellen (d) um, die sich eine Zeitlang mit Geißeln im Wasser fortbewegen. Die Schwärmerzellen gehen darauf wieder, indem sie die Geißeln einziehen, in einen amöboiden Zustand über und beginnen hierbei in größerer Anzahl untereinander zu kleinen, vielkernigen Plasmodien (e) zu verschmelzen. Diese nehmen auf dem Wege der Ernährung an Größe allmählich zu und können ansehnliche Dimensionen (f) erreichen. Dabei findet unausgesetzt eine Vermehrung der Kerne durch Teilung statt.

Am häufigsten indessen entstehen vielkernige Protoplasmakörper nicht durch Verschmelzung zahlreicher, von Haus aus getrennter Einzelindividuen, sondern leiten sich von einem einzigen, einkernigen Keim einfach in der Weise her, daß sich sein Kern durch häufig wiederholte Zweiteilung in 2, 4, 8, 16 Kerne usw. vermehrt. Hierbei erfährt das Protoplasma keine Zerlegung in eine entsprechende Anzahl von Stücken; es nimmt nur mit der Vermehrung der Kerne allmählich an Masse zu.

Es läßt sich darüber streiten, ob man eine vielkernige Protoplasmamasse als eine einzige Zelle mit vielen Kernen oder als Aequivalent eines vielzelligen Organismus beurteilen soll. Bei der Rolle, welche nach unserer Auffassung der Kern im Zellenleben spielt, ist wohl die zweite Auffassung die richtigere. Wenn in einer Zelle die Kernsubstanz durch den komplizierten Prozeß der Kernsegmentierung in zwei gleiche Hälften zerlegt worden und wieder in den Ruhezustand zweier Bläschen übergegangen ist, dann ist die Zellteilung der Hauptsache nach beendet, und es ist von einer mehr nebensächlichen Bedeutung, ob an die Kernteilung sich noch die Zerlegung des Protoplasmakörpers sofort oder einige Zeit später oder gar nicht anschließt. Lehrreich in dieser Beziehung ist die erste Entwicklung des Insekteneies. Während sich die tierischen Eier gewöhnlich durch den Furchungsprozeß in 2, 4, 8 etc. Zellen sondern, bleibt das Insektenei eine zusammenhängende einzige Dottermasse, in welcher sich nur ihr Kern in 2, 4, 8 und schließlich in Hunderte von Kernen vermehrt. Erst nach einiger Zeit zerfällt dann plötzlich die vielkernige Dottermasse in so viele Stücke, als vorher Kerne in ihr gebildet worden waren. Es liegt hier auf der Hand, daß das anscheinend einfache Ei nicht mit einem Schlage in eine vielzellige Bildung umgewandelt worden ist. Vielmehr war es schon vorher potentia vielzellig und hat mit Ausnahme der Protoplasmazerklüftung genau alle die einzelnen Schritte zurücklegen müssen wie ein Ei, bei dem Kernteilung und Zellteilung sich zusammen gleichzeitig vollziehen. Genau in derselben Weise wie das vielkernige Insektenei ist ein vielkerniges Plasmodium einer Myxomycete potentia vielzellig. Denn wenn es in einen Fruchtkörper sich umwandelt, zerfällt es in so viele einzelne Sporen oder Keime für neue Organismen, als vorher Kerne in der gemeinsamen Protoplasmamasse vorhanden waren.

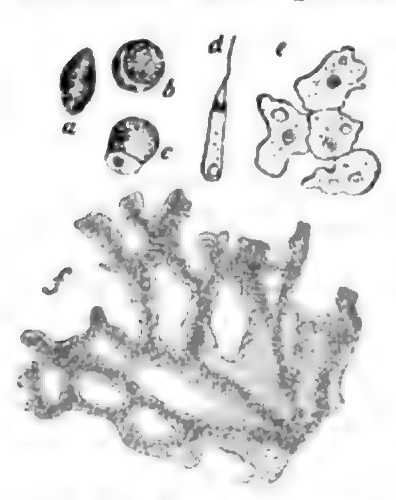


Fig. 359. **Chondrioderma difforme.** Nach STRASBURGER. f Teil eines älteren Plasmodiums. a Trockene Spore. b Dieselbe im Wasser quellend. c Spore mit austretendem Inhalt. d Zoospore. Aus Umwandlung der Zoosporen hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei d und e Kern und kontraktile Vakuolen zu sehen.)

Organismen vom Formwert eines Syncytiums gibt es an der Wurzel des Tier- und Pflanzenreichs. Sehr zahlreiche Arten der Protozoen sind Syncytien: das vielkernige Actinosphaerium Eichhornii (Fig. 360), zahlreiche Radiolarien, die meisten Thalamophoren (Fig. 361) und die Mycetozoen.

Von seiten des Pflanzenreichs sind zu nennen die interessanten Cöloblasten. Ein Cöloblast ist mehr oder minder ein vielfach verzweigter Schlauch, oft von recht ansehnlicher Größe. Nach außen ist der Schlauch abgegrenzt von einer dicken Zellulosemembran, welcher nach innen eine bald dünnere, bald dickere Protoplasmaschicht anliegt. Sonst ist das Innere des Schlauches von Zellsaft ausgefüllt, durch welchen sich zuweilen auch einzelne Balken und Fäden von Protoplasma von einer zur anderen Wandfläche hindurchziehen.

Nach dieser Beschreibung könnte man den ganzen Schlauch als eine einzige riesige Zelle auffassen und demnach einen Cöloblasten zu den einzelligen Pflanzen hinzurechnen, wie es von manchen Forschern auch

Digitized by Google

geschieht. Unser Urteil wird indessen anders ausfallen, wenn wir noch folgende Momente in Rechnung ziehen. Erstens lassen sich im Protoplasma zahlreich kleine Kerne — oft sind es viele Hunderte, ja Tausende

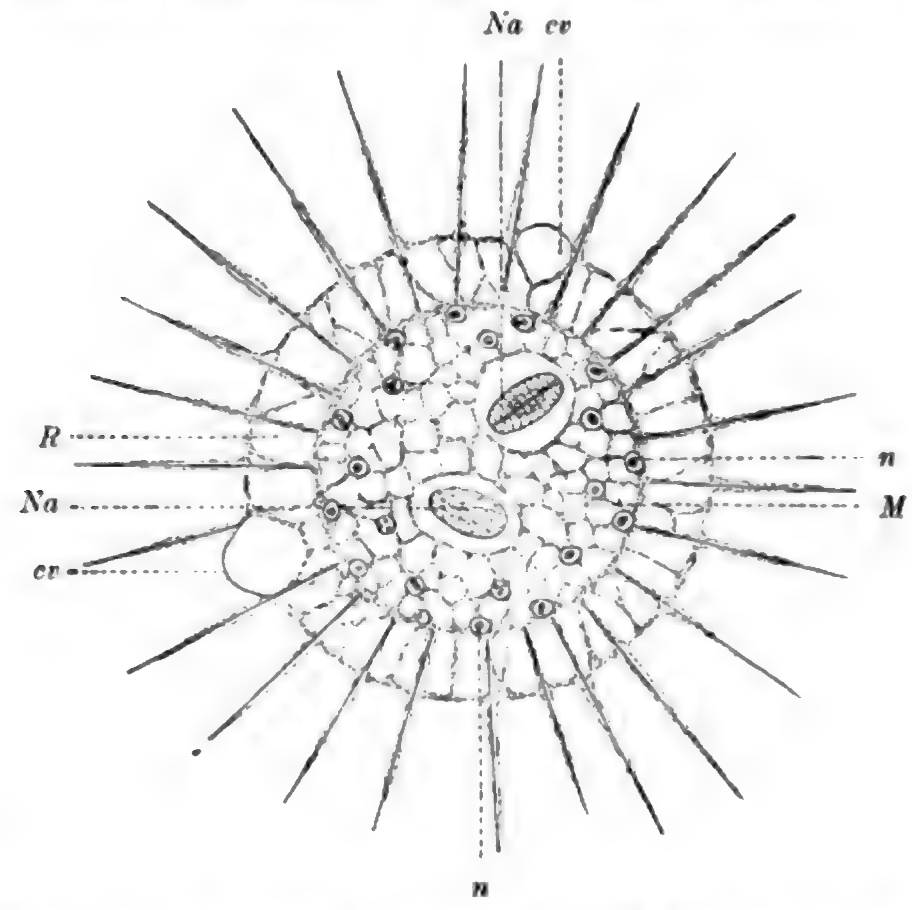


Fig. 360. **Actinosphaerium Eichhornii.** Nach R. HERTWIG, Zoologie. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit kontraktilen Vakuolen (*cv*). *Na* Nahrungskörper.

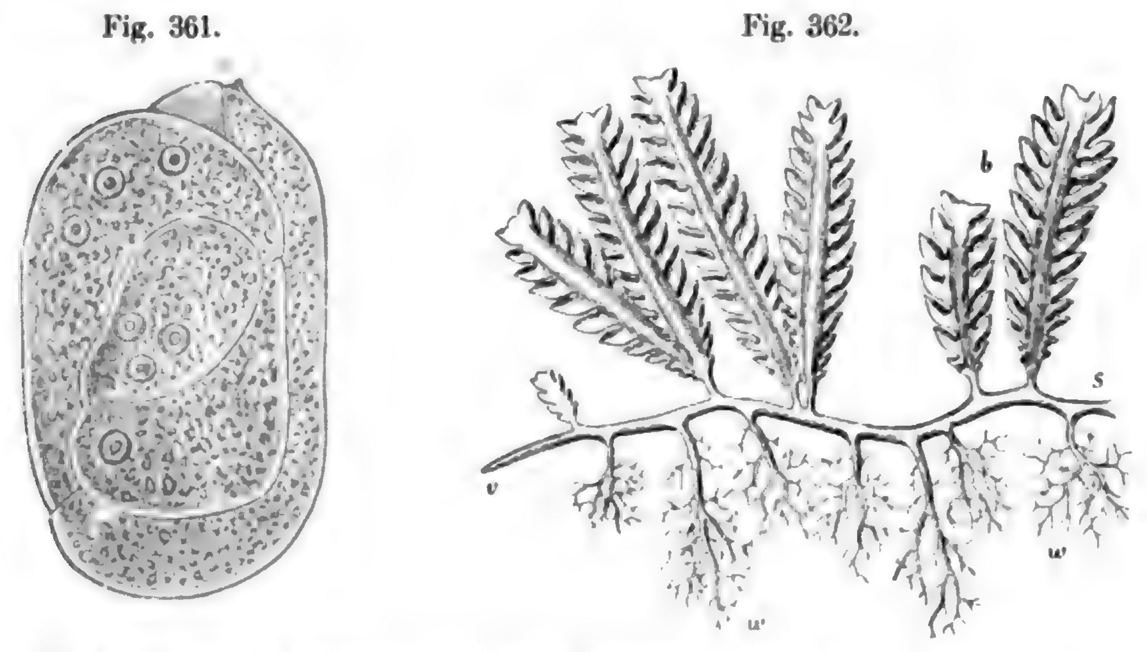


Fig. 361. **Junge Miliola mit vielen Kernen.** Aus LANG.

Fig. 362. **Caulerpa crassifolia.** Die ganze Pflanze besteht aus einem nicht cellulär gekammerten Schlauch. *v* Der Vegetationspunkt der kriechenden, dorsiventralen Sproßachse *s*. *bb* Die Blätter. *w* Die Wurzeln. (Etwas verkleinert.) Nach SACHS.

Digitized by Google

— nachweisen; zweitens nimmt der Schlauch bei manchen Arten, z. B. bei Caulerpa crassifolia (Fig. 362) oder Bryopsis eine komplizierte Gliederung an, welche ihn einer höher differenzierten, vielzelligen, kriechenden Pflanze sehr ähnlich aussehen läßt. Denn der Schlauch hat sich gesondert in einen auf dem Boden kriechenden Stamm (Fig. 362 *s*), in Wurzeln (*w*), welche sich vielfach verzweigt in die Erde einsenken, und in viele nach oben gerichtete, blattartige Ausstülpungen (*bb*), welche Fiederblättchen nicht unähnlich aussehen. Drittens endlich wächst der hochgegliederte Schlauch von einzelnen bestimmten Vegetationspunkten (*v*) aus in ganz gesetzmäßiger Weise gleich einer höheren, vielzelligen Pflanze. Die Uebereinstimmung wird noch dadurch weiter erhöht, daß an den Vegetationspunkten sich immer in größerer Menge Protoplasma angehäuft findet, welches besonders zahlreiche Kerne enthält, wie auch bei den vielzelligen Pflanzen viel Protoplasma und viel Kernsubstanz an den Vegetationskegeln zu einem kleinzelligen Gewebe auf engem Raum zusammengedrängt ist.

Bei Erwägung aller Verhältnisse werden wir daher den Cöloblasten als einen potentia vielzelligen Organismus, als ein Syncytium, bezeichnen müssen; auch wird es uns bei solcher Sachlage jetzt weniger merkwürdig erscheinen, daß der nur scheinbar einzellige, aber potentia vielzellige Schlauch sich in der Entwicklung von Sprossen, Wurzeln und Blättern ähnlich wie eine ausgeprägt vielzellige Pflanze verhält. Mit Recht hat Sachs, der dieses Verhältnis schon treffend erörtert hat, in seinem Lehrbuch der Physiologie bemerkt:

„Wir brauchen uns nur bei einer nicht allzu kompliziert organisierten, cellulären Pflanze, einer höheren Alge, einem Moos, selbst einer Gefäßpflanze zu denken, daß innerhalb der von der äußeren Zellwand der Epidermis umgebenen Pflanzensubstanz die Zellwände einfach fehlen, wogegen das Protoplasma mit den in ihm verteilten Zellkernen sich im wesentlichen gerade so verhält, als ob jene Zellwände vorhanden wären, so haben wir im großen und ganzen die Struktur eines Cöloblasten; und umgekehrt brauchen wir uns nur zu denken, daß der innere Raum eines solchen durch zahlreiche Quer- und Längsscheidewände in sehr zahlreiche kleine Kammern eingeteilt sei, deren jede einen oder einige der vorhandenen Zellkerne umschließt, so hätten wir eine gewöhnliche celluläre Pflanze."

b) Der zellige Verband.

Die letzte und höchste Form des Verbandes zeigt uns die einzelnen Zellen deutlich abgegrenzt voneinander, aber sonst dicht zusammengelagert, so daß sie sich unmittelbar berühren und dadurch in enger und beständiger Fühlung zueinander stehen. Das Resultat ist ein einheitlicher Organismus mit einer nur relativen und teilweise sehr beschränkten Selbständigkeit seiner ihn aufbauenden Elementarteile.

Als höchste haben wir diese Art des Verbandes bezeichnet, indem wir uns von der einfachen Tatsache leiten lassen, daß alle höher organisierten Pflanzen und Tiere ihm zuzurechnen sind. Erst innerhalb solcher Zellverbände kommt es zur Entstehung der mannigfaltigsten Strukturen, zur Sonderung zahlreicher und verschiedenartiger Organe, zu einer Fülle ungleicher Differenzierungen von einzelnen Zellen und Zellgruppen. So entsteht jene wunderbare, reiche Stufenfolge organischer Formen im Pflanzen- wie im Tierreich, vom einfachsten Moospflänzchen bis zur höchstentwickelten Blütenpflanze, vom relativ einfach organisierten

Digitized by Google

Hydroidpolypen bis zum Wirbeltier mit seinen für die verschiedenartigsten Detailfunktionen eingerichteten Organen und Geweben. Im Vergleich zu solcher Mannigfaltigkeit erscheint die Formbildung und Differenzierung von Organismen, welche als Syncytien entwickelt sind, als eine sehr viel einfachere und niedere. Denn wenn auch die höchst organisierten Cöloblasten, wie Caulerpa, kleinen, vielzelligen Pflänzchen äußerlich gleichen, so stehen sie doch auch wieder tief unter ihnen durch den Mangel jeder geweblichen Differenzierung, durch den Mangel der zur Stoffleitung dienenden Gefäße, der mechanischen und der Oberhautgewebe etc. Radiolarien können höchst zierliche und zusammengesetzte Skelette bilden, ja sie können sogar Muskelfibrillen, welche sich an die Kieselstäbe ansetzen, erzeugen. Myxomyceten wandeln sich in sehr komplizierte Fortpflanzungskörper um. Gleichwohl treten alle Syncytien über ein sehr geringes Maß der Differenzierung nicht hinaus. Schon ihre Größe ist eine beschränkte. Denn auch die größten Arten sind klein im Vergleich zu den Tieren und Pflanzen, die aus Verbänden gesondert bleibender Zellen hervorgegangen sind.

Der so greifbare Unterschied muß im eigensten Wesen der zwei Verbindungsarten begründet sein. Durch die Sonderung des Protoplasma in kleine Klümpchen um je einen Kern wird eine größere Oberflächenentwicklung herbeigeführt, was für die Stoffwechselprozesse, für die Aufnahme und Abgabe von Stoffen, von Vorteil ist. Die kleinen Bausteine können sich ferner zu regelmäßigen und verschiedenartigen Verbänden aneinanderlegen, sie können sich nach außen durch Membranen abgrenzen und sich in dieser oder jener Weise verschieden differenzieren. Kerne in einer zusammenhängenden, gemeinsamen Protoplasmamasse dagegen können nicht einen festen Ort einnehmen; sie ändern schon infolge der Protoplasmaströmung fortwährend ihre Stellungen zueinander, so daß alle eben hervorgehobenen, eine höhere Entwicklung herbeiführenden Momente in Wegfall kommen. Auch für die Größe der aus Zellen aufgebauten Organismen besteht ein viel weiterer Spielraum, da die Zellen durch ihre mannigfache Verbindungsweise innere Hohlräume erzeugen und auch mechanische Einrichtungen, die zur Stütze einer größeren Masse weicher, organischer Substanz erforderlich sind, liefern können. Dagegen ist wieder eine vielkernige, einheitliche Protoplasmamasse bald an dem Punkt angelangt, wo nach dem Gesetz von Leuckart die Oberfläche nicht mehr in einem entsprechenden Verhältnis zu der nach innen von ihr gelegenen Protoplasmamasse steht, und wo die zur Erhaltung des Lebens erforderliche Wechselbeziehung zur Außenwelt, die Stoffaufnahme und -abgabe, nicht mehr ungestört vor sich gehen kann.

Es ließe sich noch vieles der Art anführen, wodurch der Verband von mehr selbständig gebliebenen Zellen sich über das Syncytium als eine höhere Entwicklungsform der organischen Substanz erhebt. Doch kann ein weiteres Eingehen hierauf jetzt unterbleiben, da die in den späteren Kapiteln dargestellten Verhältnisse zur weiteren Erläuterung und Bestätigung der kurz angedeuteten Gesichtspunkte dienen werden. Ich schließe daher diese Betrachtung mit einem Ausspruch, zu welchem Sachs durch die Vergleichung der Cöloblasten mit gewöhnlichen cellulären Pflanzen veranlaßt worden ist. „Es ist sehr leicht begreiflich, daß nicht nur die Festigkeit, sondern auch die gegenseitige Abschließung verschiedener Stoffwechselprodukte, die Leitung der Säfte von Ort zu Ort etc. eine größere Vollkommenheit erreichen muß, wenn die gesamte

Digitized by Google

Substanz der Pflanze durch zahlreiche Quer- und Längswände in scharf voneinander abgegrenzte Zellkammern eingeteilt ist."

In der Literatur findet man nicht selten die Zellen als „Bausteine" bezeichnet, aus denen der vielzellige Organismus gleichsam wie ein von Menschenhand aufgeführtes Gebäude zusammengesetzt sei. Beim Gebrauch dieses Vergleichs muß man sich, da Vergleiche gewöhnlich nicht erschöpfend und daher nur teilweise richtig sind, vor einer falschen Vorstellung hüten, für welche HEIDENHAIN in seinem Buch „Plasma und Zelle" die tadelnde Bezeichnung „Bausteintheorie" geprägt hat. In einem Bau sind Bausteine zu einem Aggregat zusammengefügt; sie sind in einen rein äußerlichen Zusammenhang gebracht. Wollte man bei dem Vergleich mit einem Baustein eine ähnliche Selbständigkeit für die Zelle im vielzelligen Organismus annehmen, dann würde eine derartig gedachte „Zellentheorie" allerdings auf einer falschen Vorstellung beruhen. Denn bei den Pflanzen und noch mehr bei den Tieren stehen die Zellen in einer organischen Verbindung untereinander. Da dieselbe keine chemische ist, kann man sie auch, wie ich vorgeschlagen habe, als eine **biologische Verbindung** bezeichnen.

Zwischen einem Aggregat von Zellen (Bausteintheorie) und einer **biologischen** Verbindung von Zellen, die zu Teilen eines Organismus geworden sind, besteht, um mich eines Vergleichs zu bedienen, ein ähnlich großer Unterschied, wie zwischen einem Gemisch von zwei Volumen Wasserstoff und einem Volumen Sauerstoff auf der einen Seite und ihrer **chemischen** Verbindung zu Wassermolekülen auf der anderen Seite. In der biologischen Verbindung haben die einzelnen Zellen in mehr oder minder hohem Grade Teile ihrer Autonomie an das Ganze abgetreten und werden von diesem in ihren Lebensäußerungen bedingt; sie sind, wie man sich auch ausdrücken kann, seine *integrierten Teile* geworden.

Noch ausführlicher wird auf diese Verhältnisse, über welche man sich klar geworden sein muß, damit die Zellentheorie nicht in einseitig falscher Weise als „Bausteintheorie" erfaßt wird, im XVII. Kapitel, drittes Gesetz, eingegangen werden.

III. Die organischen Individuen dritter Ordnung.

Derselbe Prozeß, den wir im vorausgegangenen Abschnitt kennen gelernt haben, wiederholt sich noch einmal. Individuen zweiter Ordnung, welchen HAECKEL den Namen „*Personen*" gegeben hat, treten abermals zusammen und rufen durch ihre Vereinigung eine neue, zusammengesetztere Form organischer Individualität, *ein Individuum dritter Ordnung* oder einen *Tierstock* hervor. Auch hier lassen sich wieder zwei Gegensätze unterscheiden, erstens weniger innige und zweitens festere Verbände von Personen, und zwar beide verknüpft durch eine Reihe von Uebergangsformen.

1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen.

In dem Stock, dem organischen Individuum dritter Ordnung, sind die einzelnen Teilindividuen sofort als solche zu erkennen und zeigen in ihren Lebensäußerungen einen hohen Grad von Selbständigkeit und Unabhängigkeit vom Ganzen. Das Teilindividuum läßt sich abtrennen, ohne seine Lebensfähigkeit infolge der Isolierung zu verlieren und ergänzt sich nach kurzer Zeit wieder durch Vermehrung, entweder durch

Teilung oder häufiger durch Knospung, zur zusammengesetzen Form. Die Teilindividuen sind hierbei, wie die Einzelzellen eines Vorticellenbäumchens, entweder einander vollständig gleichartig oder nur in geringem Maße voneinander verschieden. Beispiele solcher Aggregate finden sich in beiden Organismenreichen in großer Fülle. Im Tierreich liefert solche besonders der Stamm der Cölenteraten, Bryozoen, der Würmer und Tunikaten. Es sei an die Zusammensetzung eines Hydroidpolypenstockes (Fig. 363) oder eines Korallenstockes, einer Kolonie von Bryozoen und von Clavellinen erinnert, die uns sofort als Aggregate gleichartiger Teilindividuen erscheinen.

2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzierten Personen.

Auf der anderen Seite können im Aggregat die Teilindividuen so verschiedenartig voneinander werden wie die in die einzelnen Gewebs-

Fig. 363.

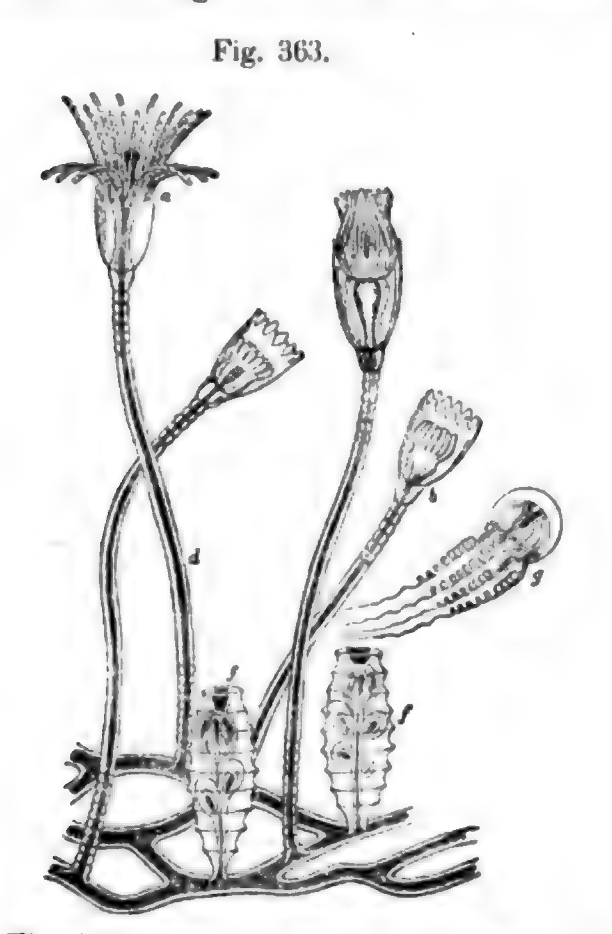


Fig. 364.

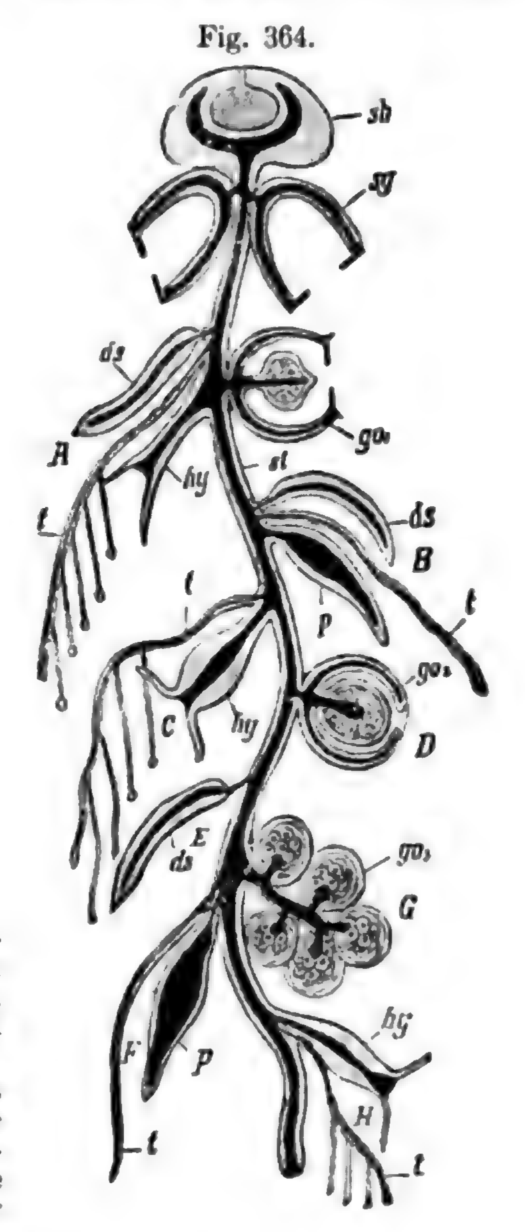


Fig. 363. **Campanularia Johnstoni.** *a* Hydranthen mit Hydrotheka, *b* im zurückgezogenen Zustande, *d* Hydrocaulus, *f* Gonotheka mit Blastostyl und Medusenknospen. *g* abgelöste Meduse. Nach ALLMAN, aus RICHARD HERTWIGS Zoologie.

Fig. 364. **Schema einer Siphonophore.** Aus LANG. *sb* Luftkammer. *sg* Schwimmglocken. *ds* Deckstücke. *t* Tentakeln. *go* Gonophoren. *hy* Freßpolypen. *P* Taster. *st* Stamm. *A*–*H* Verschiedene Arten der Ausbildung und der Gruppierung der Individuen.

arten sich sondernden Zellen eines Individuums zweiter Ordnung. Es bedarf dann oft schon eines wissenschaftlich geschulten Auges und Denk-

Digitized by Google

vermögens, um in richtiger Weise aus dem Ganzen die einzelnen verschiedenen Teilindividuen heraus zu erkennen. Hand in Hand damit geht eine entsprechend größere Abhängigkeit der Teilindividuen voneinander; sie wird oft so groß, daß ein einzelnes, abgelöst vom Ganzen, nicht mehr fortzubestehen vermag. Viele Siphonophorenstöcke (Fig. 364), erscheinen in ihrer mannigfachen Differenzierung wie ein einheitlicher Organismus, einer Person vergleichbar, obwohl sie aus Teilindividuen zusammengesetzt sind. Aber diese sind im Stock vielfach durch Metamorphose stark abgeändert und mit besonderen Funktionen betraut: sie werden hiernach als Freßpolypen (*hy*), als Deckstücke (*ds*), als Schwimmglocken (*sg*), als weibliche und als männliche, medusengleiche Geschlechtsglocken (*go*) unterschieden. In bestimmten Verhältnissen und Zahlen an einem Stamm verteilt, funktionieren sie wie verschiedenartige Organe eines einheitlichen Individuums.

Digitized by Google

FÜNFZEHNTES KAPITEL.

Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung.

I. Artgleiche Vereinigung.

Die Lehre von der vegetativen Affinität.

Eine der wesentlichsten Grundbedingungen dafür, daß einzelne Zellen sich zu neuen, zusammengesetzten Einheiten, zu Individuen höherer Ordnung zusammenfügen, ist ihre Artgleichheit, ihre Verwandtschaft (s. p. 469, 470). Diese ist das Band, das die Einzelindividuen zusammenhält und sie zu Bausteinen eines höheren Organismus umwandelt. Da nun artgleich am meisten die Zellen sind, welche von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammen, so sehen wir, daß die Eigenschaft der Zelle, sich auf dem Wege der Fortpflanzung zu vermehren, nicht nur die Grundlage und den Ausgangspunkt für die Erhaltung der Art, sondern auch für die Erschaffung höherer Organismenformen abgibt. Teilstücke einer Mutterzelle, anstatt wieder zu selbständigen Individuen wie die erzeugende Mutterzelle zu werden, bleiben verbunden und stellen nun bloß Teile einer höheren Individualität dar. Aus selbständigen Artzellen sind sie zu Gewebszellen geworden. So wird das Fortpflanzungsvermögen der organischen Substanz auf der einen Seite Mittel zur Erhaltung der Art, auf der anderen Seite Mittel zu höherer Formbildung.

Die Verwandtschaft der Gewebszellen zueinander bezeichnet man als vegetative Affinität. Sie bildet ein Gegenstück zur sexuellen Affinität, worunter man die in einem früheren Kapitel besprochene Verwandtschaft der Fortpflanzungszellen zueinander versteht (p. 379). Wie man sich in das Wesen der letzteren durch Kreuzung der Geschlechtsprodukte verschiedener Arten auf experimentellem Wege einen Einblick verschaffen kann, so kann man auch in das Wesen der vegetativen Affinität tiefer eindringen durch Herstellung von Verbindungen zweier vegetativer Körper derselben Art oder verschiedener Arten durch das Experiment des Pfropfens, Okulierens, Transplantierens etc.

Am leichtesten lassen sich derartige Experimente bei den Pflanzen anstellen, so daß die meisten Erfahrungen in der vorliegenden Frage von seiten der Botaniker gewonnen worden sind. Bei den Pflanzen kann man leicht einen abgetrennten Teil, das Reis, von einem Individuum auf ein anderes derselben Art, auf den Grundstock oder die Unterlage, transplantieren und mit ihm zu einer festen, dauerhaften Vereinigung bringen. Es verwachsen nach kurzer Zeit die entsprechenden Gewebe von Reis und Unterlage miteinander ohne jede Störung. Aus zwei verschiedenen Individuen ist so ein einheitlich funktionierender Organismus auf künstlichem Wege hervorgerufen worden. Bei Individuen derselben Art gelingt die Vereinigung zweier Stücke sogar, wenn sie

Digitized by Google

in abnorme Stellungen zueinander gebracht werden oder wenn sie nicht direkt zusammengehören, wie Wurzel und Blatt.

Der Erfolg des Pfropfens wird dagegen ein unsicherer oder ein von vornherein aussichtsloser, sowie es sich darum handelt, Stücke zweier verschiedener Arten miteinander zu verbinden. Im allgemeinen ist auf ein Gelingen der Verbindung um so eher zu rechnen, je näher sich die zu verbindenden Arten im System stehen, oder in anderen Worten: die vegetative Affinität wird in ähnlicher Weise wie die sexuelle Affinität durch den Grad der systematischen Verwandtschaft bestimmt.

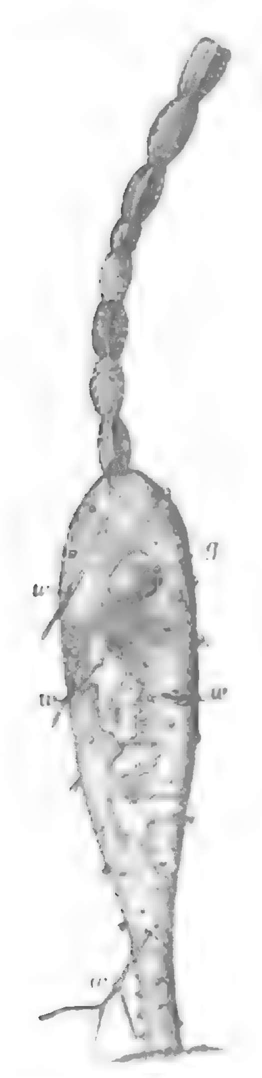


Fig. 365. **Opuntia Labour. mit Rhipsalis paradoxa als Reis.** Bei *ww* sieht man die vom Reis in die Unterlage hinabgesandten Wurzeln, welche hie und da die Oberhaut durchbrochen haben. *g* Die aus dem Sprosse der Opuntia hervorgetretene und erhärtete Gallertmasse.

Doch gibt es von dieser Regel sowohl bei der Pfropfung wie bei der Bastardbefruchtung unerwartete Ausnahmen. Mit NÄGELI können wir hieraus schließen, daß die äußeren Merkmale kein vollkommen zuverlässiger Maßstab für den Grad der inneren, konstitutionellen Verwandtschaft, sowohl der vegetativen als auch der sexuellen Affinität zwischen zwei verschiedenen Arten sind.

Als Beispiel für diesen Satz führt VÖCHTING in seinem Werk über „Transplantation am Pflanzenkörper" die Rassen des Birnbaums an, die sich mit dem nahe verwandten Apfelbaum, der derselben Gattung angehört, nur schwer durch Pfropfung vereinigen lassen, während die meisten auf der Quitte vortrefflich gedeihen, obschon diese zu einer verschiedenen Gattung gehört. In diesem Falle wird übrigens auch zwischen ihren Geschlechtsprodukten die sexuelle Affinität vermißt. Denn Apfel- und Birnbaum lassen sich gleichfalls nicht miteinander bastardieren.

Je nachdem es nun zur Entstehung einer einheitlich funktionierenden Individualität kommt oder nicht, unterscheidet VÖCHTING die Verbindungen von Reis und Grundstock als harmonische und als disharmonische. Die disharmonischen lassen verschiedene Abstufungen erkennen, die für uns ebenfalls von Interesse sind. Während gewöhnlich die nicht zueinander passenden Pflanzenteile sich von vornherein gegenseitig abstoßen, so daß es zu keiner Verwachsung kommt und das Reis rasch zugrunde geht, gelegentlich auch ein Stück des Grundstocks, gleichsam vom Reis vergiftet, abstirbt, tritt in anderen Fällen die Disharmonie in weniger schroffer Weise auf. Reis und Grundstock beginnen untereinander zu verwachsen; nach kürzerer oder längerer Zeit aber treten Störungen ein, die allmählich zum Zerfall führen. Die Störungen bestehen gewöhnlich bei krautigen Pflanzen darin, daß das Reis an seiner Basis Wurzeln zu bilden beginnt, die gelegentlich auch in die Unterlage selbst hineinwachsen.

Ein lehrreiches Beispiel liefert die von VÖCHTING versuchte Pfropfung zwischen zwei Cactusarten, Rhipsalis paradoxa und Opuntia Labouretiana (Fig. 365). Zwischen Reis und Grundstock ist zwar äußerlich eine Ver-

Digitized by Google

einigung eingetreten, die sich im Versuch von Vöchting schon etwa 20 Monate erhalten hatte; aber sie ist keine physiologisch normale wie bei gelungener Pfropfung. Denn der Grundstock ist durchzogen von den Wurzeln des Reises, deren längste in etwa 110 mm Entfernung von der Einfügungsstelle die Epidermis durchbrochen hat. Andere sind unter der Oberhaut hin gewachsen, ohne sie aber durchbohrt zu haben. An diesen Orten ist die Haut selbst abgehoben und zugrunde gegangen. Infolge der Wurzelbildung des Reises sind die Gewebe des Grundstockes, welcher mißfarbig und etwas durchsichtig aussieht, selbst verändert und teilweise in eine Gallerte verflüssigt worden, die an einer Stelle (*g*) als Tropfen an die Oberfläche getreten ist.

In solchen und anderen Fällen benutzt das Reis zu seiner Ernährung die durch die Unterlage herbeigeschafften Säfte und Salze, will sich aber selbst mit der Unterlage nicht zu einer Lebenseinheit verbinden; denn wie Vöchting mit Recht bemerkt, bedeutet die Wurzelbildung nichts anderes als das Streben, sich zu einem selbständigen Individuum abzurunden. Anstatt zu einem dem Grundstock eingeordneten Teil zu werden, macht das Reis den Versuch, sich zu einem Parasiten desselben umzugestalten. Die weitere Folge ist, daß auch der Grundstock öfters auf den sich ihm nicht anpassenden Fremdling zu reagieren beginnt. So sah Vöchting, als er Rhipsalis paradoxa auf Opuntia Labouretiana aufpfropfte, daß um die Wurzeln der Rhipsalis das Gewebe des Grundstocks teils Korkscheiden herum gebildet und teils sich zu einer gallertigen Masse umgewandelt hatte.

In manchen Fällen hat der Experimentator die Disharmonie zweier Arten A und B in der Weise überwinden können, daß er sich einer dritten Art C bediente, welche zu den untereinander disharmonischen Formen eine vegetative Affinität besaß. Er schob sie als Mittelglied zwischen die beiden disharmonischen Formen ein und stellte so einen aus Stücken von drei verschiedenen Arten zusammengesetzten, einheitlichen Organismus dar, in welchem auf A als Grundstock ein Reis von C und auf dieses wieder ein Reis von B aufgepfropft war.

Schwieriger und daher auch seltener ausgeführt sind Pfropfungen und Transplantationen bei Tieren. Doch scheinen bei ihnen nach dem, was sich bereits hat feststellen lassen, ähnliche Regeln wie bei den Pflanzen zu gelten. Auch hier hat man artgleiche und artungleiche Vereinigungen, oder wie man jetzt gewöhnlich nach einer von Giard eingeführten Namengebung sagt, homoplastische und heteroplastische Transplantationen zu unterscheiden.

Trembley hat zwei Individuen von Hydra fusca der Quere nach in zwei Stücke zerschnitten und ihre vorderen und ihre hinteren Hälften vertauscht und dann zusammengeheilt. Während es ihm so leicht glückte, Teile zweier Individuen zu einer neuen Individualitat zu vereinigen, haben weder er noch neuerdings Wetzel, welcher zahlreiche Experimente ausgeführt hat, es fertig gebracht, Polypenstücke von verschiedener Art, von Hydra viridis und von Hydra fusca, nach demselben Verfahren für die Dauer zusammenzupfropfen.

Born hat ohne große Schwierigkeit geeignete Teilstücke von zwei Embryonen von Rana esculenta, wenn sie genügend jung waren, zu einer lebensfähigen Einheit zusammenpfropfen können. Bald verband er die vordere Hälfte einer Larve mit der hinteren Hälfte einer zweiten (Fig. 369), bald vereinigte er zwei ganze Larven entweder mit einem Teil ihrer Rücken- und Bauchfläche (Fig. 368), bald brachte er sie so

zur Verwachsung, daß abenteuerliche Doppelbildungen zustande kamen, wie die in Fig. 366 und 367 abgebildeten.

Auch auf Vereinigung artungleicher Embryonen hat Born seine Untersuchungen ausgedehnt und dabei das folgende Resultat erhalten.

Fig. 366.

Fig. 367.

Fig. 366. Das etwas hinter der Mitte abgeschnittene Hinterstück einer Larve von Rana esculenta einer zweiten Larve an der Bauchseite eingesetzt. Nach Born.

Fig. 367. Vereinigung zweier Larven von Rana esculenta am Kopf (in sogenannter Oppositionsstellung). Nach Born.

„Die vegetative Affinität zwischen embryonalen Teilstücken, welche Angehörigen zweier verschiedener, aber nahe verwandter Arten entstammen (Rana fusca, arvalis und esculenta) erwies sich als ziemlich ebenso groß wie die zwischen den Teilstücken artgleicher Komponenten." Als Beispiel diene die seit Vornahme der Transplantation schon 12 Tage alte Bauchvereinigung einer Larve von Rana esculenta mit einer solchen von Rana arvalis (Fig. 368).

Fig. 368. **2 Larven von Rana esculenta und R. arvalis an ihren Bauchflächen vereinigt,** am 12. Tage nach der Operation. Nach G. Born aus E. Schwalbe.

Bei Gattungsverschiedenheit (Rana esculenta und Bombinator igneus) fand Born die vegetative Affinität ‚primär' kaum geringer; die Verwachsung der Gewebe trat in den meisten Fällen leicht, sicher und vollkommen ein; doch sind in späterer Zeit alle Zusammensetzungen zwischen Rana esculenta und Bombinator igneus, nachdem sie gefressen hatten und sich sicher schon ein Blutaustausch etabliert hatte, zugrunde gegangen. Born selbst läßt es vorläufig noch dahingestellt, „ob hier ein Zufall vorliegt, oder ob das bei solchen Versuchen immer der Fall sein wird", „ob die Todesursache bei diesen Formen in der mangelnden ‚vegetativen Affinität' der Zellen oder mehr in unvereinbaren Unterschieden der Gesamtorganisation zu suchen ist". Der amerikanische Forscher Harrison hat mit Erfolg die vorderen und hinteren Enden zweier Larven von Rana sylvatica und

Digitized by Google

Rana palustris zusammengepfropft. Da die eine dunkelbraune, die andere hellgelbe Hautfärbung besitzt, sind die Körperteile, welche beim Weiterwachstum von jeder Art abstammen, an ihrer Farbe scharf voneinander zu unterscheiden (Fig. 369 A—C). Auf diese Weise ließ sich feststellen, daß der Nervus lateralis mit den Organen der Seitenlinie aus seinem Ursprungsgebiet in der Kopfhälfte von Rana sylvatica allmählich in das angefügte hintere Ende von Rana palustris hineinwächst.

In verschiedenen Abteilungen der Wirbellosen sind Transplantationen von Crampton, Joest und anderen Forschern mit Erfolg ausgeführt worden. Crampton hat zu seinen Versuchen Schmetterlingspuppen (z. B. von Philosamia cynthia) benutzt und sie entweder mit ihren vorderen oder hinteren Enden oder mit ihren Seitenflächen zur Vereinigung gebracht. — Joest hat auf Korschelts Anregung sowohl homoplastische

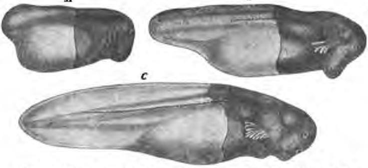


Fig. 369. **Larven aus dem Vorderende von Rana silvatica und dem Hinterende von R. palustris zusammengesetzt.** A 2 Stunden nach der Operation; B 26 Stunden nachher; C 51 Stunden nachher. Am Rücken reicht die Haut des Vorderstücks etwas über die Grenze des Hinterstücks. Die in A noch fehlende dunkle Seitenlinie des Vorderstücks ist in B bereits ein großes Stück auf den hinteren Komponenten, in C noch viel weiter auf das Gebiet des Schwanzes vom Hinterstück vorgewachsen. Nach R. G. Harrison 1904, aus Korschelt.

als heteroplastische Transplantationen an verschiedenen Arten von Regenwürmern vorgenommen. Artgleiche (homoplastische) Vereinigungen gelingen leicht und sind auch von Dauer. „Aus zwei, drei und mehr in normaler Stellung zusammengefügten Teilstücken (Fig. 370 A—C) konnten Würmer von normaler Beschaffenheit hergestellt werden, die noch bedeutend wuchsen und jahrelang am Leben blieben. Aber auch Kombinationen, die in ihrer Zusammensetzung einem normalem Wurm nicht entsprechen, konnten recht lange am Leben erhalten werden.“ So ist in Fig. 370 F und G ein abgeschnittenes Schwanzstück (F), resp. ein Kopfstück (G) einem anderen Regenwurm seitlich eingepflanzt worden, so daß Doppelbildungen, vergleichbar den in Fig. 367 abgebildeten Froschlarven entstanden sind. Dagegen blieben bei 59 Versuchen mit artungleicher Verbindung „vielfach die Stücke eine ganz kurze Zeit vereinigt, um sich dann einfach zu trennen oder zugrunde zu gehen. Am besten hielten sich in erster Linie die Verbindungen von Allolobophora terrestris und Lumbricus rebellus, wie auch die von Allolobophora cali-

Digitized by Google

ginosa und Allolobophora cyanea einerseits und Lumbricus rebellus und Allolobophora terrestris andererseits, wohingegen solche von Lumbricus rebellus mit Allolobophora foetida und Allolobophora chlorotica überhaupt unmöglich erschienen. Letztgenannte Vereinigungen könnte man in analoger Weise wie bei den Pflanzen als ‚disharmonische‘ bezeichnen.“ Seine Ergebnisse faßt Joest in den Satz zusammen: „Dauernde Vereinigungen von Teilstücken verschiedener Art sind zwar nicht so leicht zu erreichen wie homoplastische Verbindungen, gelingen aber doch in vielen Fällen, und zwar verschmelzen die Teilstücke zu einem neuen Individuum, dessen Organisation, abgesehen von dem Speciescharakter der vereinigten Teilstücke, eine einheitliche ist.“

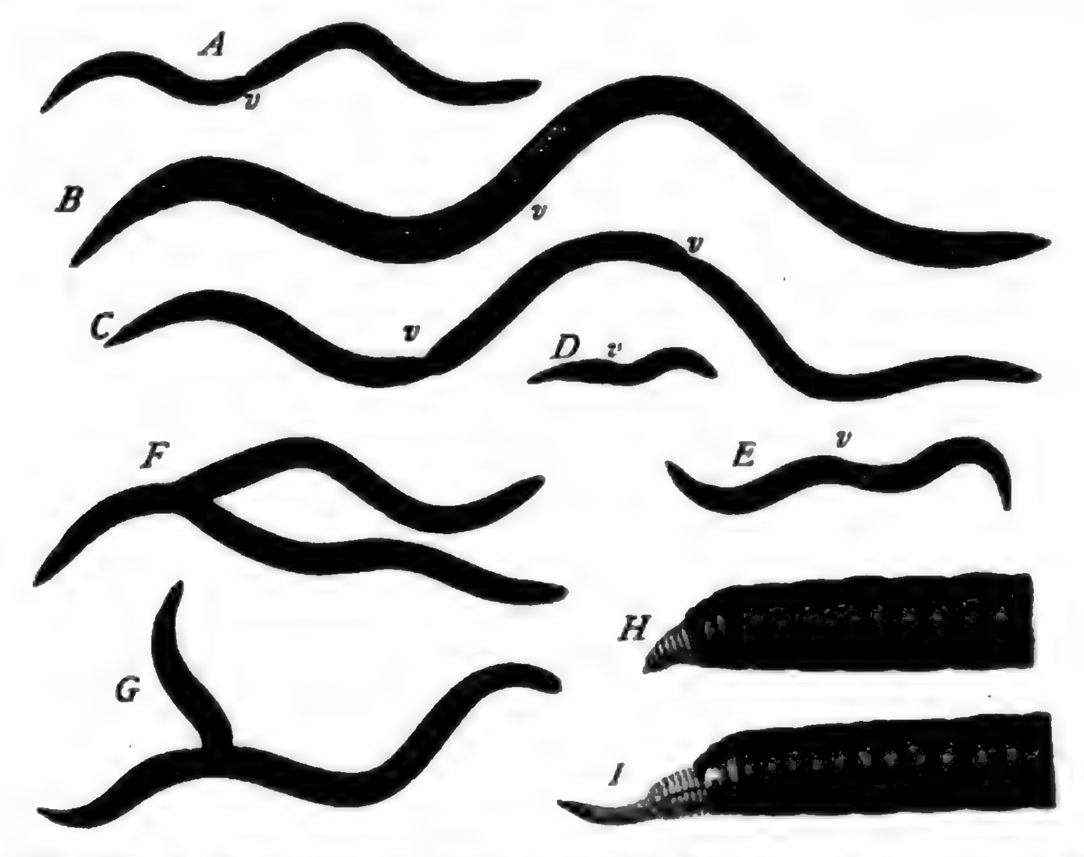


Fig. 370. A Homoplastische Vereinigung von Allolobophora terrestris. 10 Tage nach der Operation; B derselbe Wurm nach 22 Monaten bedeutend gewachsen, Vereinigungsstelle (r) nur noch undeutlich, wie A in $^3/_4$ natürlicher Größe dargestellt. C Homoplastische Vereinigung dreier Teilstücke von All. terrestris, ebenfalls in normaler Stellung; D bedeutend verkürzter Wurm, Kopf und Schwanzstück vereinigt. E Vereinigung zweier Kopfstücke. F und G Lumbricus rubellus, seitliche Einpflanzung eines Schwanzstückes (F) und eines Kopfstückes (G). H und I Regeneration an einem eingesetzten Stück von 3 Segmenten (All. terrestris, homoplastische Vereinigung), Bildung eines kürzeren (H) und eines zweiten längeren Regenerates (I). Nach Joest 1897, aus Korschelt.

Anstatt ganzer Körperhälften hat man auch Extremitätenknospen von Larven und Embryonen oder Schwanzenden oder einzelne kleinere Organe und Gewebsstücke von einem Individuum auf ein anderes zu übertragen gesucht. Braus hat von sehr jungen Bombinatorlarven die Knospen von vorderen oder hinteren Extremitäten abgetrennt und einer anderen, zuweilen etwas älteren Larve in die Haut an den verschiedensten Körperstellen: am Kopf, in der Schulter-, Becken- oder Rückengegend eingepflanzt und so Amphibienlarven mit überzähligen Gliedmaßen erhalten. Diese entwickelten sich

auch am unrechten Ort, wie am Kopf in normaler Weise weiter und begannen sich in Ober- und Unterschenkel und Fuß mit deutlich gegliederten Zehen zu differenzieren (Fig. 371 und 372).

In ähnlicher Weise transplantierte DÜRKEN (XV 1918) bei Larven von Rana fusca eine junge, noch undifferenzierte Hinterbeinknospe an Stelle des entfernten Auges in die Orbitalhöhle unter die erhalten gebliebene Conjunctiva. Er erhielt verschiedene Ergebnisse. Entweder verkümmerte das Transplantat, oder es lieferte eine ungeformte Masse von Bindegewebe mit einigen, zuweilen gelenkig verbundenen Knorpelstückchen; oder es entwickelte sich im günstigen Fall, wie es BRAUS beschrieben hat, eine vollständige, gut ausgebildete Extremität, die aus der Augenhöhle frei nach außen herauswuchs. Damit sich aber ein solches Ergebnis einstellt, hält es DÜRKEN für notwendig, daß schon

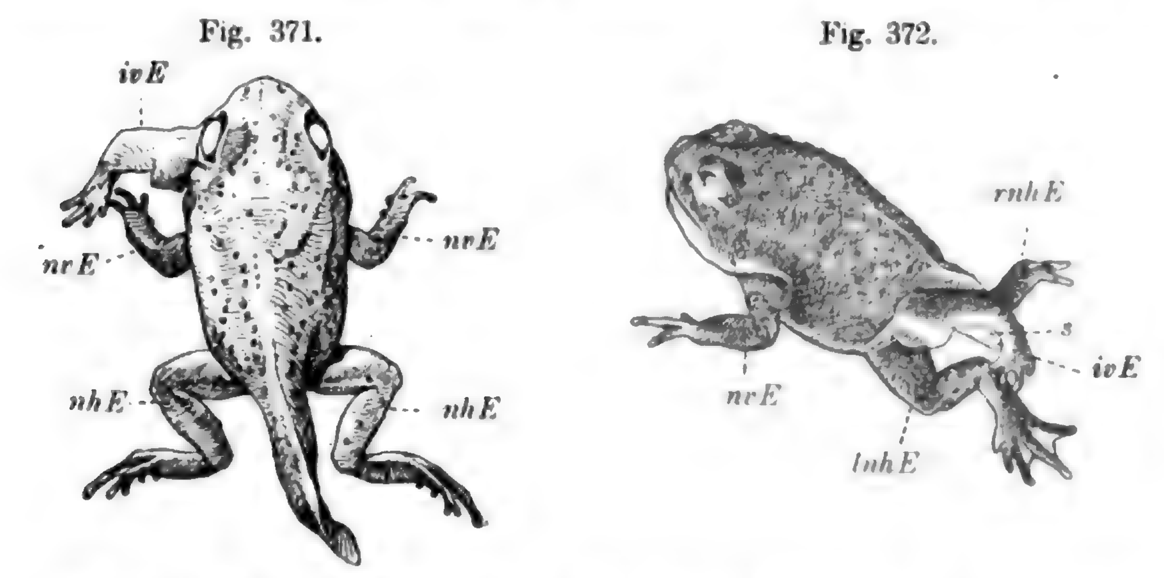


Fig. 371. **Bombinatorlarve gegen Schluß der Metamorphose mit Extremitäten und Schwanz sowie einer auf den Kopf transplantierten Vordergliedmaße.** Vergr. 2mal. *ivE* implantierte Vorderextremität. *nvE* und *nhE* normale vordere und hintere Extremität. Nah H. BRAUS 1905.

Fig. 372. **Bombinatorlarve mit einer überzähligen Hinterextremität.** Es wurde die Knospe einer Vorderextremität (*ivE*) über der Schwanzwurzel eingepflanzt. *S* Schwanz, noch nicht völlig rückgebildet. *nvE* normale Vorderextremität. *rnhE* und *lnhE* normale rechte und linke Hinterextremität. Nach H. BRAUS 1905.

früh die transplantierte Knospe von ihrer Umgebung aus innerviert wird. — Nur unter dieser Bedingung kann sich auch eine Muskulatur bilden, während sie bei nervenlos gebliebenen Transplantaten fehlt.

Eigenartige Experimente hat P. BERT angestellt: er trennte von weißen, einige Tage alten Ratten ein 2—3 cm langes Stück vom Schwanz ab und brachte es nach Abtrennung der Haut dem operierten Tiere an einer anderen Stelle ins Unterhautbindegewebe. Schon nach wenigen Tagen war die Zirkulation in der Schwanzspitze durch Verbindung mit den Gefäßen der Umgebung wiederhergestellt. Muskeln und Nerven verfielen einer regressiven Metamorphose, aber die anderen Gewebe, Knochen, Knorpel, Bindegewebe etc., fuhren lebhaft zu wachsen fort, so daß die Schwanzspitze, die bei der Transplantation 2—3 cm groß war, bei einigen Tieren, welche einen, zwei oder drei Monate nach der Operation getötet wurden, zu einer Länge von 5—9 cm ausgewachsen war.

Dagegen fiel das Resultat bei Verpflanzung von einer auf die andere Art abweichend aus. Bei Uebertragungen der

Digitized by Google

Schwanzspitze von Mus decumanus oder Mus rattus auf Eichhörnchen, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze, Hund oder umgekehrt traten entweder heftige Eiterungen ein, welche die Abstoßung des verpflanzten Stückes und häufig auch den Tod des Versuchstieres zur Folge hatten, oder es erfolgte bei weniger stürmischem Verlauf allmähliche Resorption. Ein Ueberleben und Weiterwachsen der Schwanzspitze wurde nur bei sehr naher systematischer Verwandtschaft der zum Versuch benutzten zwei Tierarten erzielt. So glückten Transplantationen von Mus rattus auf Mus decumanus und umgekehrt, dagegen nicht von Mus sylvaticus auf Mus rattus. Hautüberpflanzungen zwischen nahe verwandten Arten hat W. Schultz bei Vögeln und Säugetieren neuerdings mit Erfolg ausgeführt. Kanarienhaut auf Sperling und Grünling transplantiert, blieb lange Zeit gut erhalten, auf Taube dagegen überpflanzt, ging sie alsbald zugrunde. Ebenso konnte Schultz Kaninchenhaut auf dem nahe verwandten, leicht kreuzbaren Hasen zum Wachstum bringen, nicht dagegen auf der artfremden Katze, wo sie schon nach 14 Tagen der Nekrose verfiel. Selten gelang ein Anheilen der transplantierten Hautstückchen zwischen Fasan und Haushuhn, zwischen zwei Arten, die nach Poll gekreuzt völlig sterile Nachkommen liefern. Es besteht also, wie Schultz mit Recht hervorhebt, ein gewisser Parallelismus zwischen den Resultaten der Bastardierung und der Transplantation, weil beide zu ihrem Gelingen eine innere Verwandtschaft der beiden zu dem Experiment benutzten Species verlangen.

Organtransplantationen sind sowohl bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren mit Erfolg ausgeführt worden.

Meisenheimer kastrierte männliche junge Raupen des Schmetterlings Lymantria dispar und pflanzte an die Stelle der Hodenröhre die Anlage der Eierstöcke von gleichalterigen, weiblichen Tieren mit durchschlagendem Erfolg ein. Die Ueberpflanzung glückte auch bei Raupen der nahestehenden Varietäten von Lymantria dispar und japonica zwischen der dritten und vierten Häutung; doch wurde sie hier nur zwischen weiblichen Tieren ausgeführt. Die Ovarialröhren entwickelten sich, zuweilen nicht in voller Zahl, in durchaus normaler Weise weiter und bildeten neben unreifen, in der Keimzone gelegenen auch zahlreiche reife Eier. Sowie es sich dagegen um etwas weniger nahe verwandte Schmetterlinge handelte, blieben alle in großer Zahl ausgeführten Ovarialtransplantationen ausnahmslose ohne Erfolg, so 190 Uebertragungen von Lymantria dispar auf Porthesia similis, oder entsprechende Versuche zwischen Psilura monacha und Lymantria dispar, oder zwischen Lymantria dispar und Vanessa urticae. Die artfremden Organteile sterben im Wirtskörper regelmäßig ab, zerfallen und werden resorbiert, so daß schon nach 14 Tagen häufig keine Spur mehr von ihnen aufzufinden ist.

Auf größere Schwierigkeiten stößt die auto- und homoplastische Organtransplantation bei Wirbeltieren, weil die Blutzirkulation nach der Ueberpflanzung zu lange Zeit unterbrochen bleibt, so daß infolge der fehlenden Sauerstoffzufuhr und der mangelhaften Ernährung namentlich die zentralen Teile absterben. Doch sind auch hier bei Verwendung kleiner Stückchen und bei Verpflanzung in ein blutreiches Gewebe erfolgreiche Uebertragungen von Hoden, Ovarien, Milchdrüsen, Pankreas, Schilddrüse etc. erzielt worden (Meyns, Fischer, Ribbert, Poll, Steinach etc.). In Hodenstückchen, die Meyns von einem auf den anderen Frosch übertragen hat, ging zwar ein Teil der Zellen, namentlich

alle reifen Samenfäden, zugrunde und wurde resorbiert, dagegen blieben zahlreiche Spermatogonien erhalten, welche nach einiger Zeit in eine überaus lebhafte Vermehrung einzutreten begannen.

Wie vorsichtig man indessen bei der Ausführung und Beurteilung von Organtransplantationen bei Wirbeltieren sein muß, das lehren die Ueberpflanzungen des Eierstocks von einer Henne auf die andere, wie sie von GUTHRIE und DAVENPORT ausgeführt worden sind. GUTHRIE hat nach vorausgegangener Kastration Ovarien von weißen auf schwarze Hennen und umgekehrt übertragen, in der Absicht, beim Gelingen des Experiments festzustellen, ob sich eine Uebertragung von Eigenschaften des Körpers vom Muttertier auf die ihm implantierten Eier würde nachweisen lassen. Da längere Zeit nach der Kastration die kastrierten Hennen, die mit weißen resp. schwarzen Hühnern zusammengehalten wurden, befruchtete und entwicklungsfähige Eier legten, so war GUTHRIE überzeugt, daß dieselben vom überpflanzten und gut eingeheilten Ovarium abstammen müßten und baute, indem er die aus den Eiern ausschlüpfenden Küchelchen weiter beobachtete, hierauf seine Schlüsse von der Vererbung von Eigenschaften auf, die vom Körper der Muttertiere auf die in ihm entwickelten Eier einer anderen Varietät übertragen sein sollten. Nach gleichartigen, bald darauf veröffentlichten Untersuchungen von DAVENPORT sind diese Schlüsse unzutreffend und finden vielmehr in der Weise ihre Erklärung, daß die eingepflanzten Ovarien zugrunde gegangen sind, während sich die mehr oder weniger vollständig entfernten wieder aus kleinen erhalten gebliebenen Resten regeneriert haben. Als DAVENPORT $^5/_4$ Jahre nach der Operation eine kastrierte Henne tötete, fand er neben einem Eierstock mit zahlreichen Eiern eine verkäste, vom Peritoneum überzogene Masse, die noch deutliche Spuren zerfallener Follikel darbot und ohne Zweifel vom transplantierten Ovarium herrührte.

Dagegen berichtet neuerdings HARMS über erfolgreiche Ovarialtransplantationen auf nahe verwandte Species bei Regenwürmern und Tritonen. So konnte z. B. Triton alpestris mit Ovarien von Triton cristatus zur Eiablage gebracht werden; die Eier ähnelten in ihrem Aussehen, namentlich der Pigmentierung, durchaus denen von Triton cristatus, wenn sie auch ihre Größe nicht erreichten. Leider entwickelten sich diese Eier nach der Befruchtung nur bis zu ganz frühen Furchungsstadien. Bei den Regenwürmern ließ sich ebenso wie bei den Tritonen keine Beeinflussung der transplantierten weiblichen Keimzellen durch den artfremden Wirtsorganismus feststellen. Wenn die Würmer mit den transplantierten artfremden Ovarien zur Begattung schritten, ließen sich Artbastarde erzielen, die in ihren Charakteren Zwischenformen zwischen den Eltertieren aufwiesen, jedoch nie die Geschlechtsreife erreichten.

Für den Chirurgen sind natürlich auto- und homoplastische Transplantationen von ganz besonderem Interesse. Schon vor vielen Jahrzehnten haben OLLIER und A. SCHMITT mit lebender Knochenhaut und Knochenstücken experimentiert und ihre Einheilung und ihr Weiterwachstum erreicht, wenn es sich um Uebertragungen zwischen Individuen derselben Art oder von einer zu einer anderen Körperstelle desselben Individuums handelte. Dagegen blieb der Erfolg aus z. B. bei Uebertragung eines Perioststückes von Hund auf Katze, Kaninchen, Ziege, Kamel etc. oder umgekehrt; entweder wurde das transplantierte Stück ganz resorbiert, oder es bildete sich um dasselbe ein Eiterherd, oder es wurde in eine Cyste eingeschlossen.

Digitized by Google

Seitdem ist eine reiche Literatur über chirurgische Transplantation erschienen, auf welche näher einzugehen uns hier zu weit führen würde. Auch für die Heilkunde verwertbare Resultate sind dabei erzielt worden. Ich erinnere nur kurz an die künstliche Ueberhäutung von Wundflächen durch Uebertragung von Epidermisstückchen (Reverdin, Thiersch etc.), an den Ersatz von Strecken einer erkrankten Arterienwand durch ein gesundes Venenstück, das durch Gefäßnaht befestigt wird (Carrel, Stich etc.), und an die Deckung von Knochendefekten, namentlich am Schädel, durch Stücke von Periost.

Im Anschluß an die Gewebstransplantation ist auch auf die einst viel erörterte Lehre von der Transfusion, der Vermischung der Blutarten von zwei verschiedenen Tieren, mit einigen Worten einzugehen. Denn auch hier kann man harmonische und disharmonische Verbindungen unterscheiden, die wieder vom Grade der systematischen Verwandtschaft der Tierarten bestimmt werden.

Bei Vermischung disharmonischer Blutarten treten sofort schwere Störungen im Organismus auf. Schon nach wenigen Minuten beginnt ein Zerfall roter Blutkörperchen, eine Auflösung des Hämoglobins im Plasma (Lackfarbigwerden des Blutes) einzutreten, was in kurzer Zeit Blutharn zur Folge hat. Schon in schwachen Dosen wirkt ungleichartiges Blut schädlich, in starken Dosen oft sogar tödlich. Der Erfolg ist ein ziemlich ähnlicher, mag man das Blut unmittelbar von Gefäß zu Gefäß zwischen zwei Tierarten, zwischen Hund und Kaninchen oder Hund und Hammel oder umgekehrt überleiten, oder mag man es in defibriniertem Zustand einspritzen. Dagegen ist Transfusion von Blut zwischen Individuen derselben oder sehr nahestehender Arten ohne Schaden ausführbar. Die Hämoglobinurie bleibt selbst bei sehr großen Gaben aus. Hieraus zieht Ponfick den Schluß, daß die Blutkörperchen in ihrer weitaus überwiegenden Mehrzahl in dem fremden Organismus unverändert bestehen bleiben.

Die mitgeteilten Ergebnisse der Pfropfung, Transplantation und Transfusion berechtigen uns jetzt zur Aufstellung der folgenden These: An den Geweben von Pflanzen und Tieren sind zwei verschiedene Arten von Eigenschaften zu unterscheiden: erstens die funktionellen Eigenschaften, welche mit der besonderen Leistung des Gewebes zusammenhängen, und zweitens die Art-Eigenschaften, die ihnen als Teil einer besonderen Organismenspecies zukommen.

Die funktionellen Eigenschaften prägen sich meist in einer besonderen Struktur der Gewebe aus; sie sind daher für unser Auge häufig leicht erkennbar und der mikroskopischen Untersuchung zugänglich. Ferner bedingt gleiche Funktion der Zellen auch eine gleiche Struktur. Daher sehen wir, daß gleich funktionierende Gewebe bei den verschiedensten Organismen sich außerordentlich ähnlich sind. Eine Sehne, ein Nerv, ein Knochen- und Knorpelstück oder Blut eines Hundes und eines Pferdes sind möglicherweise bei histologischer Untersuchung nicht zu unterscheiden; auch nach ihren spezifischen Leistungen für den Organismus würden sich die entsprechenden Teile der beiden Säugetierarten gegeneinander austauschen und wechselseitig ersetzen lassen müssen. Eine entsprechend große Sehne des Hundes, mit einem Muskel des Pferdes vereinigt, würde

den Zug vom Muskel auf den Knochen ebensogut übertragen und einen Ersatz für die mechanische Leistung der Pferdesehne bilden können. Bei allen Säugetieren erfüllen die roten Blutkörperchen dieselbe Funktion, den Sauerstoff an sich zu binden. Gleichwohl ist das Hämoglobin, von welchem diese Bindung ausgeht, wohl bei keinem Säugetier genau die gleiche Substanz. Dies spricht sich schon in der verschiedenen Art zu kristallisieren und in der verschiedenen Form der Kristalle aus. Während das Hämoglobin beim Eichhörnchen im hexagonalen System, kristallisiert es bei den meisten anderen Säugetieren im rhombischen. Auch im gelösten Zustand erhalten sich die Hämoglobine wegen ihrer Eigenart wohl voneinander getrennt. Wenigstens für das Eichhörnchenhämoglobin hat es ROLLET bewiesen. Er hat Blut vom Eichhörnchen und von der Maus gemischt und es lackfarben gemacht. Als beim Stehen sich später die Hämoglobinkristalle ausschieden, waren sie je nach dem Mischungsverhältnis im hexagonalen und im rhombischen System auskristallisiert.

Durch die äußerlichen Aehnlichkeiten in der Struktur und durch die Uebereinstimmung in der Funktion darf man sich also nicht verleiten lassen, auch eine innere Aehnlichkeit zwischen gleich aussehenden Zellen und Geweben anzunehmen. In dieser Annahme liegt ein großer Irrtum vor, in den schon manche Forscher verfallen sind. Denn es werden hierbei die an zweiter Stelle oben hervorgehobenen Eigenschaften, welche einem Gewebe als Teil einer besonderen Organismenart anhaften, die konstitutionellen oder Arteigenschaften, ganz übersehen; sie werden so leicht übersehen, weil sie sich unserer Wahrnehmung nicht aufdrängen, da sie auf einem für unsere Erkenntnismittel noch unzulänglichem Gebiete liegen und nur auf Grund der obenerwähnten Experimente und einiger allgemeiner Erwägungen erschlossen werden können.

Der Sachverhalt ist bei den Gewebszellen ein ähnlicher wie bei den Geschlechtsprodukten. Nach ihren histologischen Eigenschaften sind einerseits die Eier, andererseits die Samenfäden der verschiedenen Säugetiere einander außerordentlich ähnlich und in vielen Fällen für uns gar nicht unterscheidbar; als Träger der Artcharaktere aber, die in diesem Zustand für uns nicht wahrnehmbar sind, müssen sie, worüber ein Zweifel nicht bestehen wird, so weit voneinander verschieden sein, wie Art von Art.

Worauf beruht nun die Verwandtschaft der Zellen, ihre sexuelle und ihre vegetative Affinität? Auf der Gleichheit ihrer feineren Organisation, welche leider unseren Untersuchungsmitteln noch unzugänglich ist, auf den Besonderheiten derjenigen Zellbestandteile, welche wir in dem XIII. Kapitel als die Eigenschaftsträger des Organismus, als seine Erbmasse oder sein Idioplasma nachzuweisen versucht haben. Dementsprechend werden artungleiche Zellen sich auch wie in ihren biologischen, so auch in ihren chemisch-physikalischen Eigenschaften voneinander unterscheiden; der ganze celluläre Stoffwechsel wird einen für die Art spezifischen Charakter haben und bewirken, daß nur Zellen mit gleichartigem Stoffwechsel, mit gleichen biologischen und mit gleichen chemisch-physikalischen Eigenschaften zueinander passen.

Die hier von mir zum ersten Male entwickelten Anschauungen über die Arteigenschaften der Zellen und Gewebe eines Organismus haben eine wichtige Bestätigung und Fortbildung im einzelnen durch chemisch-biologische Forschungen der letzten Jahre erhalten. Der weitere Ausbau

Digitized by Google

der Serumtherapie und die hierdurch angeregte eingehendere Beschäftigung mit den Eigenschaften der Körpersäfte haben gelehrt, daß die Sera der einzelnen Tierarten ihre spezifischen Eigentümlichkeiten aufweisen. Wenn man dieselben auch noch nicht durch exakte chemische Analyse genau bestimmen kann, so kann man sich doch von der Verschiedenheit der Sera und der in ihnen enthaltenen Serumalbumine durch ganz charakteristische „biologische Reaktionen“ überzeugen.

Wenn man einem Säugetier artfremdes Blut einspritzt, z. B. einem Kaninchen Rinderblut, so erhält man von ihm nach einigen Tagen ein Serum, das, nun mit dem Rinderblut vermischt, mehrere auffällige Reaktionen darbietet. Es löst, wie BORDET zuerst beobachtet hat, die roten Blutkörperchen vom Rind auf. Es ergibt ferner, mit Rinderserum versetzt, einen Niederschlag von Eiweißkörpern, ein Präzipitat. Die Reaktion ist so fein und sicher, daß man mit ihr die Herkunft eingetrockneter, alter Blutflecke bestimmen kann. Nach den Untersuchungen von UHLENHUTH und WASSERMANN entsteht in einer Lösung des eingetrockneten, näher zu bestimmenden Blutes ein Niederschlag nur bei Vermischung mit dem Serum eines Tieres, welches mit dem Blut der Tierart, von dem der Blutfleck herrührt, in der oben angegebenen Weise vorbehandelt worden ist.

Beide Reaktionen, die Auflösung der roten Blutkörperchen und die Bildung eines Präzipitates, müssen als spezifische bezeichnet werden, da sie ausbleiben, wenn man das als Reagens dienende Kaninchenserum anstatt mit Blut vom Rind, mit Blut vom Pferd, Hund, Schaf, Meerschweinchen etc. mischt. Nur das Blut nahe verwandter Tierarten verhält sich bei der Fällungsreaktion gleich, wie durch ausgedehnte Versuche von NUTTALL, UHLENHUTH, WASSERMANN und FRIEDENTHAL festgestellt worden ist. Nach NUTTALL ergibt „das Serum eines Kaninchens, dem Hundeblutserum injiziert worden ist, mit dem Blutserum von acht verschiedenen Caniden Fällung, nicht aber mit dem Blut irgend eines anderen Tieres.“ Ebenso fanden NUTTALL und FRIEDENTHAL eine vollständige Uebereinstimmung in der Reaktion zwischen Mensch und anthropoiden Affen. Auch Pferde- und Eselblutserum verhalten sich bei der Reaktion gleich, ferner das Serum von Hund und Wolf etc.

FRIEDENTHAL hält daher das BORDETsche Verfahren für sehr geeignet zum experimentellen Nachweis von Blutsverwandtschaft der einzelnen Tierarten, und ABDERHALDEN geht sogar so weit, zu prophezeien, daß ein planmäßiger Ausbau der erst begonnenen Forschung noch weitere, die „Art“ und das „Einzelindividuum“ charakterisierende Merkmale zutage fördern werde, und daß die vergleichend biologisch-chemische Forschung auch berufen sein werde, in Fragen der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft die führende Rolle zu spielen.

Gleich wie das Blut, sind aber auch alle Körpersäfte und Sekrete der einzelnen Tierarten voneinander verschieden. Wenn man einem Versuchstier Kuhmilch injiziert, so kann man von ihm ein Serum gewinnen, welches nicht nur Kuhmilch fällt, sondern auch die roten Blutkörperchen eines Rindes auflöst und in seinem Serum eine Fällung erzeugt, nicht aber bei einem anderen Säugetier. Auch Injektion von Organ- und Gewebsteilen, von Spermatozoen, Trachealepithelien etc. kann man vornehmen und auch hierbei entsprechende Ergebnisse beobachten. Wenn z. B. Samenfäden des Rindes einem Kaninchen injiziert werden, so erhält man später von ihm ein Serum, in welchem Rindersamenfäden rasch ihre Bewegung verlieren. Aber auch rote Blutkörper-

Digitized by Google

chen des Rindes werden in derselben Weise aufgelöst, wie bei Verwendung von Serum eines Kaninchens, dem anstatt Samenfäden Rinderblut injiziert worden ist.

Man nimmt an, daß durch die Einführung körperfremder Stoffe im Versuchstier neue chemische Körper erzeugt werden; man nennt dieselben, wenn sie Blutkörperchen auflösen, Hämolysine, wenn sie im Serum Fällung erzeugen, Präzipitine.

Aus den chemisch-biologischen Untersuchungen kommt HAMBURGER in einer Schrift „Arteigenschaft und Assimilation" zu ähnlichen Schlüssen, wie ich sie schon früher auf Grund anderer Erscheinungen und Erwägungen gezogen hatte, und bezeichnet das Ergebnis als „das Gesetz von der biochemischen Arteinheit und Artverschiedenheit". Nach ihm besitzen die verschiedenen Zellen und Körperflüssigkeiten derselben Species Atomkomplexe, welche Träger der Arteigenheiten sind und ihnen allen als Angehörigen eben dieser Species zukommen und durch welche sie sich vor allen anderen Species unterscheiden. Meinem Beispiel folgend, unterscheidet er ebenfalls an jeder Zelle zwei Eigenschaften: 1) die durch ihre Funktion bedingte Eigenschaft und 2) die ihr als einem Organismus von bestimmter Art (Rasse und Individualität) zukommende, artcharakteristische Eigenschaft, oder wie ABDERHALDEN sich ausdrückt: jede Zelle besitzt einen organspezifischen und einen artspezifischen Aufbau.

Den Abschnitt über vegetative Affinität und Transplantation können wir nicht verlassen, ohne noch auf eine Frage einzugehen, welche wegen ihrer großen theoretischen Wichtigkeit und infolge der ergebnisreichen Experimente von WINKLER und BAUR augenblicklich wieder auf der Tagesordnung wissenschaftlicher Erörterungen steht. Es ist die Frage nach der Existenz und künstlichen Erzeugung von

Pfropfbastarden und pflanzlichen Chimären.

Im allgemeinen lehren die Ergebnisse zahlloser Pfropfungen, wie sie namentlich in der Gartenkunst vorgenommen werden, daß Propfreis und Grundstock sich in ihren spezifischen Eigenschaften rein erhalten, wenn auch in Ernährung und Wachstum gegenseitige Beeinflussungen, auf die im XX. Kapitel noch näher eingegangen werden wird, stattfinden. Ein Birnreis auf eine Quitte als Unterlage aufgepfropft, nimmt in der Beschaffenheit seiner Blätter, Blüten und Früchte keine Merkmale von der Quitte an; es behält die typische Beschaffenheit seines Idioplasma bei. Hierdurch unterscheidet sich die vegetative Verbindung zweier artverschiedener Pflanzen und Tiere von der geschlechtlichen Verbindung artverschiedener Ei- und Samenzellen, deren Produkt ein Bastard ist und durch Kombination und Vermischung der Merkmale beider Eltern neue Bastardeigenschaften zeigt. Trotzdem war unter Pflanzenzüchtern, aber auch unter Gelehrten, schon seit langer Zeit der Glaube weit verbreitet, daß es unter besonderen Umständen möglich sei, auch durch vegetative Verbindung Bastarde zu züchten, denen CH. DARWIN den Namen „Pfropfhybride" gegeben hat. Der Glaube stützte sich namentlich auf die beiden viel beschriebenen und berühmt gewordenen Fälle von Cytisus Adami und Crataego-mespilus.

Der Cytisus Adami stellt in seinen Eigenschaften eine Mischung von Cytisus laburnum und C. purpureus dar; er ist über ganz Europa in vielen Exemplaren verbreitet, welche alle von einer gemeinsamen Mutterpflanze aus Stecklingen gezogen sind. „Es gewährt einen über-

raschenden Anblick", so schreibt DARWIN, „auf demselben Baume schmutzigrote, hellgelbe und purpurne Blüten untereinander gemischt zu sehen, welche auf Zweigen stehen, welche sehr voneinander verschiedene Blätter und Wachstumsweise haben (Fig. 373). Dieselbe Blütenähre trägt zuweilen zwei Sorten von Blüten; und ich habe eine einzelne Blüte gesehen, die genau in zwei Hälften geteilt war; eine Hälfte war hellgelb und die andere purpurn, so daß die eine Hälfte des Hauptkronenblattes gelb und von bedeutender Größe, die andere Hälfte purpurn und kleiner war. Bei einer anderen Blüte war die ganze Korolle hellgelb, aber genau die Hälfte des Kelches war purpurn etc." Ueber die Entstehung des Goldregenbastards gingen die Meinungen während eines halben Jahrhunderts auseinander. Nach dem Bericht des Gärtners ADAM, welchen DARWIN für richtig hält, handelt es sich um einen Pfropfbastard. ADAM hat ein Stück Rinde des Cytisus purpureus auf den Stamm Cyt. laburnum geimpft und nach einiger Zeit aus einer an der Impfstelle entstandenen Knospe einen Zweig erhalten, welcher die oben beschriebenen, merkwürdigen Mischcharaktere zeigte. DARWIN bemerkt hierzu: „Nehmen wir den Bericht ADAMS als richtig an, so müssen wir auch die außerordentliche Tatsache zugeben, daß zwei distinkte Species sich durch ihr Zellgewebe verbinden und später eine Pflanze erzeugen können, welche Blätter und sterile Blüten trägt, die intermediär im Charakter zwischen dem Pfropfreis und dem Stamme sind, und gleichfalls Knospen, welche einem Rückschlag gern unterliegen, kurz eine Pflanze, welche in jeder wichtigen Hinsicht einem Bastard gleicht, der auf die gewöhnliche Weise durch Samenproduktion entstanden ist."

Der Crataego-mespilus von BRONVAUX wurde ebenfalls von manchen Forschern für einen Pfropfbastard zwischen Weißdorn (Crataegus) und Mispel (Mespilus) gehalten. Von den drei Varietäten, die von ihm bekannt sind, gleichen zwei mehr dem Weißdorn, eine dritte der Mispel.

Während manche Botaniker an der Existenz von Pfropfbastarden lange Zeit festgehalten oder sie wenigstens für möglich erklärt haben, sind von anderer Seite, wie namentlich von STRASBURGER, DE VRIES und BAUR Zweifel geltend gemacht worden. Dieselben haben sich als berechtigt erwiesen. Denn es ist jetzt endlich das Dunkel, in welches viele Jahrzehnte lang diese wichtige Frage eingehüllt gewesen ist, durch erfolgreiche, langjährige Experimente von BAUR und von WINKLER, der ursprünglich selbst die Existenz vegetativer Bastarde zu beweisen bemüht war, in gegenteiligem Sinne aufgeklärt worden.

Seit 1904 hat WINKLER in der Absicht, Pfropfbastarde experimentell herzustellen, zahlreiche Transplantationen zwischen dem Nachtschatten, Solanum nigrum und der Tomate, Solanum lycopersicum, in folgender Weise ausgeführt und weiterbehandelt: Die beiden Versuchsobjekte, die sich durch ein ungewöhnlich großes Regenerationsvermögen auszeichnen, wurden gewöhnlich durch „Keilpfropfung" miteinander verbunden. Nachdem die innige Verwachsung beider Komponenten erfolgt war, wurde an der Pfropfstelle das obere Stück abgeschnitten, und zwar so, daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus Gewebe der Unterlage, zum Teil aus solchem des Reises bestand. Gleichzeitig wurden auch alle Achselknospen entfernt, um die Pflanze dadurch anzuregen, an der Schnittfläche, die sich bald mit Callus überzieht, Adventivknospen zu bilden. Diese fielen nun, je nach der Stelle der Schnittfläche, an der sie entstanden, verschieden aus. Im Bereich des Tomaten- resp. Nachtschatten-

Fig. 373. **Laburnum Adami (Poit.) (Cytisus Adami Hort.) mit Rückschlagszweigen in seine beiden Stammformen, Laburnum vulgare** (links) **und Cytisus purpureus** (rechts). Nach Jost, Lehrb. d. Botanik f. Hochschulen.

Digitized by Google

gewebes entwickelten sich Knospen, die reine Tomaten- resp. reine Nachtschattensprosse lieferten. Außer ihnen bildeten sich aber gelegentlich auch Adventivknospen an der Grenze der Pfropfung aus, wo junge Zellen von S. nigrum und S. lycopersicum aneinandergrenzten. Obwohl aus zweierlei artverschiedenen Zellen zusammengesetzt, zeigten die Knospen dabei doch ein einheitliches Wachstum und bildeten sich zu eigentümlichen gemischten Sprossen um, die, von der Mutterpflanze abgetrennt, sich selbständig bewurzelten und in ihrer Eigenart weiterentwickelten. Ein derartiger, mit der Pfropfstelle noch zusammenhängender Sproß ist in Fig. 374 abgebildet; er ist links von einer ihn ziemlich genau halbierenden Mittellinie an reine Tomate „Gloire de Charpennes", rechts von ihr reiner Nachtschatten. Auf der linken Seite trägt er typische, gekerbtrandige, gefiederte, hellgrüne, ziemlich stark behaarte Tomatenblätter, auf der rechten Seite glattrandige, ungeteilte, dunkelgrüne, wenig behaarte, zarte Nachtschattenblätter. Blätter, die an der Grenze der beiden Sproßhälften hervorwuchsen, waren zuweilen links vom Blattnerv im Charakter der Tomate, rechts im Charakter des Nachtschattens entwickelt. „Links entstehende Infloreszenzen brachten ausschließlich reine Tomatenblüten und Tomatenfrüchte, rechts entstehende aber reine weiße Nachtschattenblüten und schwarze Nachtschattenbeeren; entsprang der Blütenstand aber auf der Trennungslinie, so trug er zugleich gelbe Tomaten- und weiße Nachtschattenblüten und später gelbe Tomaten- und schwarze Nachtschattenfrüchte, ja es kam oft genug vor, daß einzelne Blüten links Tomaten-, rechts Nachtschattencharaktere zur Schau trugen, also $2^1/_2$ gelbe, $2^1/_2$ weiße Blütenblätter besaßen. Aus diesen Blüten gingen dann Früchte hervor, die halbseitig gelbe Tomate, halbseitig schwarze Nachtschattenbeeren waren." Es war also, um einen drastischen Vergleich von WINKLER zu gebrauchen, „als ob eine von einem Eselhengst gedeckte Pferdestute nicht ein Maultier zur Welt brächte, sondern ein Füllen, das links von der Wirbelsäule Pferd, rechts davon Esel gewesen wäre". WINKLER hat diesen eigentümlichen, durch die Eigenart der Pfropfung erhaltenen Gebilden den Namen Chimären gegeben, und daher das eben beschriebene Mischprodukt von Tomate und Nachtschatten Chimaera Solanum nigrolycopersicum genannt. Die Eigentümlichkeit der Chimären aber besteht, wie er hervorhebt, darin, „daß auf anderem als sexuellem Wege die

Fig. 374. **Abbildung der Chimäre von Solanum nigrum und S. lycopersicum.** Nach WINKLER. Unten der Tomatenmuttersproß mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil. Alles aus Zellen des Nachtschattens entstandene Gewebe ist punktiert, das Tomatengewebe unpunktiert.

Digitized by Google

Zellen zweier wesentlich verschiedener Arten zusammentreten können, um als gemeinsamer Ausgangspunkt für einen Organismus zu dienen, der bei völlig einheitlichem Gesamtwachstum die Eigenschaften beider Stammarten gleichzeitig zur Schau trägt".

Als echte Pfropfbastarde können indessen derartige Chimären nicht bezeichnet werden. Denn wenn im Solanum nigrolycopersicum auch die Eigenschaften zweier Arten in einzelnen Blättern, Blüten und Früchten verbunden sind, so bestehen sie doch getrennt nebeneinander, insofern die einzelnen Zellen aller Organe entweder reine Tomaten- oder reine Nachtschattenzellen sind. Von einem wirklichen Pfropfbastard würde man aber nur in dem Falle sprechen können, daß sich vegetative Zellen der beiden Eltern an der Pfropfstelle zu einer gemischten Anlage verbunden haben, wie es bei der Befruchtung der Ei- durch die Samenzelle geschieht.

In der Meinung, einen Uebergang oder eine Vorstufe zu dem erstrebten Ziele in der Chimaera Solanum nigropersicum zu besitzen, führte Winkler seine zahlreichen Experimente unverdrossen in der begonnenen Richtung fort und glaubte die ihm vorschwebende Aufgabe auch schließlich gelöst zu haben. Es gelang ihm, von einer Chimäre eine Adventivknospe zu erhalten, welche, zum Sproß ausgewachsen, in ihren Eigenschaften eine Mittelstellung zwischen Solanum nigrum und Solanum lycopersicum einnahm und von ihnen daher als Solanum tubingense unterschieden wurde. Nachdem der Sproß von der Mutterpflanze abgetrennt und bewurzelt war, ließ er sich leicht weiterkultivieren und auf vegetativem Wege in viele Exemplare vermehren, welche, von einigen Knospenrückschlägen abgesehen, die Bastardnatur getreu beibehielten. Solanum tubingense wurde auch zum Blühen und zur Fruchtbildung gebracht. Im weiteren Verfolg seiner Studien züchtete Winkler noch vier weitere Mittelformen zwischen Solanum nigrum und Solanum lycopersicum, Mittelformen, die er Solanum proteus, Solanum Darwinianum, Solanum Koelreuterianum und Solanum Gaertnerianum taufte. Indem sie verschiedene Kombinationen zwischen Tomate und Nachtschatten darstellten, neigten einige in ihren Eigenschaften mehr zur Tomate, andere mehr zum Nachtschatten hin. Bei ihrer fortgesetzten Zucht konnten auch Rückschläge zu den beiden Elternarten in ähnlicher Weise wie beim Cytisus Adami und beim Crataego-mespilus beobachtet werden, derart, daß entweder ganze Zweige oder nur einzelne Blätter, Blüten und Blütenteile von Rückschlag befallen werden. So hatte denn Winkler auf experimentellem Wege durch fortgesetzte Pfropfungen eigentümliche Pflanzenformen erzeugt, die in allen Eigenschaften dem vielumstrittenen Cystius Adami und dem Crataego-mespilus von Bronvaux glichen.

Soweit war die Frage nach der Natur der Pfropfbastarde gefördert worden, als ich den hierüber handelnden Abschnitt der dritten Auflage dieses Buches bearbeitete. Ich schloß denselben damals mit der Bemerkung, daß jetzt noch durch mikroskopische Zellenstudien die wichtige Frage zu lösen bleibt, ob bei der Entstehung der Winklerschen Pfropfbastarde wirklich eine Verschmelzung von vegetativen, artverschiedenen Zellen an den Berührungsflächen der beiden Komponenten in der Adventivknospe in ähnlicher Weise stattfindet, wie bei der Entstehung der sexuell erzeugten Bastarde in der Vereinigung von weiblichen und männlichen Keimzellen zweier verschiedener Elternarten. Die Prüfung wurde vorgenommen, führte aber zu Ergebnissen, die aber-

Digitized by Google

mals gegen die Deutung, einen Pfropfbastard auf experimentellem Wege erzeugt zu haben, ausfielen. Sowohl E. BAUR, als auch WINKLER selbst bewiesen, daß dies nicht der Fall ist, jener durch seine interessanten Studien über Periklinalchimären von Pelargonien und durch anatomische Untersuchung der geweblichen Zusammensetzung der Zweige, Blüten und Früchte von Cytisus Adami und Crataego-mespilus, dieser durch mühsame Chromosomenzählungen an den Zellen seiner vermutlichen Pfropfbastarde von Nachtschatten und Tomate. WINKLER ermittelte, daß bei Solanum die Kerne der somatischen Zellen 72 Chromosomen, bei der Tomate aber nur 24 besitzen. Es müssen daher bei den Pfropfbastarden, wenn sie wirklich durch Verschmelzung vegetativer Zellen der beiden Komponenten entstanden wären, 72 + 24, also 96 Chromosomen in den Teilungsfiguren ihrer Kerne oder die Hälfte davon in den Kernen ihrer Keimzellen nachgewiesen werden können. Dagegen fand sich, als es zur Blütenbildung kam, die für den Nachtschatten typische Chromosomenzahl 36 bei zweien von den angeblichen Pfropfbastarden, bei zwei anderen dagegen die Zahl 12 wie bei der Tomate. Aber auch bei Untersuchung der Körperzellen, die an Durchschnitten durch die Vegetationspunkte vorgenommen wurde, konnte die nach der Berechnung zu erwartende Chromosomenzahl nicht ermittelt werden. Vielmehr ergab sich, daß die Vegetationspunkte teils aus Schichten von reinem Tomatengewebe, teils aus solchen von reinem Solanumgewebe zusammengesetzt sind. So fand sich bei Solanum tubingense in der äußersten Zellenschicht durchgängig die Chromosomenzahl 24, in allen inneren Schichten aber die Chromosomenzahl 72, außen also die Chromosomenzahl der Tomate, innen die des Nachtschattens. WINKLER charakterisiert daher jetzt in zutreffender Weise das Solanum tubingense als eine Chimäre, bei der ein reiner Nachtschattenkern von einer reinen Tomatenhaut überzogen ist. „Bei einem zweiten Pfropfbastard war es gerade umgekehrt, die Kerne der äußeren Zellenlage führten hier die für die Tomate charakteristische Chromosomenzahl, die des Innengewebes hatten die Nachtschattenzahl."

Entsprechende Befunde haben aber auch Cytisus Adami und Crataegomespilus bei der von BAUR ausgeführten Analyse geliefert. „Denn Cytisus Adami z. B besitzt einen Vegetationspunkt, bei dem eine äußerste Zellenlage von Cytisus purpureus einen reinen Gewebekern von Cytisus laburnum überzieht." Und ähnlich ist es bei Crataego-mespilus, den BAUR mit wenigen zutreffenden Worten „als einen Crataegus in einer Mespilus-Epidermis" definiert. Mit BAUR stimmt J. BUDER (XV 1911) überein, daß Cytisus Adami eine Periklinalchimäre ist. In seiner histologischen Untersuchung konnte er dabei den Nachweis führen, daß die Protoplasmakörper der artfremden Zellen, namentlich in jungen Geweben, durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung stehen. In diesem Umstand läßt sich ein neuer Hinweis erblicken, daß die Kerne die materiellen Träger der erblichen Eigenschaften sind; denn in den Zellen der Periklinalchimäre bleiben ja die Kerne je nach ihrer Abstammung von einer der beiden Komponenten streng voneinander getrennt.

Das vieldiskutierte Problem der Pfropfbastarde kann durch diese neueren Untersuchungen als gelöst gelten, und zwar in der schon von STRASBURGER, DE VRIES und BAUR vermuteten Weise. Wirkliche Pfropfbastarde in dem Sinne, daß sie durch Verschmelzung zweier verschiedener vegetativer Artzellen nach Analogie der Amphimixis von Ei- aus Samenzelle hervorgegangen sind, sind bisher weder in der Natur beobachtet,

Digitized by Google

noch auf experimentellem Wege dargestellt worden. Cytisus Adami, Crataegus mespilus, Solanum tubingense u. a. sind durch ein besonders modifiziertes Pfropfverfahren erzeugte Chimären, Verbindungen von zwei Arten, deren Gewebe unter Beibehaltung ihres Artcharakters gewissermaßen ineinander geschachtelt und teilweise sogar durcheinander gewachsen sind. Der vielumstrittene Name „Pfropfbastard“ muß daher vorderhand fallen gelassen werden, wenn auch die Möglichkeit zugelassen werden muß, daß durch weiter ausgedehnte Experimente Fälle, in denen wirklich eine Verschmelzung vegetativer Zellen von zwei zusammengepfropften Arten stattgefunden hat, in Zukunft noch einmal beobachtet werden können.

II. Die symbiontische Vereinigung (Symbiose).

So richtig im allgemeinen auch der Satz ist, daß nur Zellen gleicher Abstammung sich zu höheren Stufen der organischen Individualität zusammenfügen, so bietet die Natur mit ihrem unerschöpflichen Reichtum an Mitteln doch auch manche Ausnahmen von der Regel dar, nämlich Zellverbindungen, die nicht auf innerer Verwandtschaft beruhen und die wir daher den artgleichen als artungleiche gegenüberstellen können. Diese selbst aber lassen sich wieder in zwei Gruppen sondern.

In der einen Gruppe, mit welcher wir uns zunächst in diesem Abschnitt beschäftigen wollen, lernen wir Verbindungen kennen, in denen zwei artungleiche Zellen sich zwar in ihrer Organisation und ihrem Stoffwechsel wesentlich unterscheiden, aber dabei doch auch wieder so beschaffen sind, daß die eine Art neben der anderen ohne gegenseitige Beeinträchtigung bestehen kann. Ja es kann sogar der Fall eintreten, daß beide Arten von Zellen aus ihrem Zusammensein in mancher Hinsicht einen wechselseitigen Nutzen ziehen. Ein solches Verhältnis hat man eine Symbiose genannt.

Das lehrreichste und interessanteste Beispiel einer Symbiose bieten uns die Flechten; sie wurden noch vor einigen Jahrzehnten wegen ihres charakteristischen Aussehens für eine ganz eigenartige Klasse von niederen Pflanzen gehalten, bis durch die morphologischen Untersuchungen von de Bary und Schwendener, denen sich die experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von Baranetzky, Rees und Stahl anschlossen, der Nachweis geführt wurde, daß sie keinen einheitlichen Organismus, sondern ein Aggregat zweier innig zusammenlebender, im System weit auseinander stehender Organismenarten, eine Symbiose einer Pilz- und einer Algenart, darstellen.

Pilzfäden aus der Abteilung der Ascomyceten bilden ein Geflecht (Fig. 375 *P*) und liefern so die gewebliche Grundlage, in deren Maschen zahllose kleine Algenzellen (*A*), die bald grünen, roten oder gelben Farbstoff führen, eingeschlossen sind. Die zahlreichen verschiedenen Arten von Flechten aber, die einen so ausgeprägten Speciescharakter zur Schau tragen, kommen dadurch zustande, daß immer eine bestimmte Pilzart sich nur mit einer bestimmten Algenart vergesellschaftet.

In solcher Genossenschaft leben zwei Zellenarten mit ganz entgegengesetzten Eigenschaften und einem grundverschiedenen Stoffwechsel zusammen, Zellen, die, wie die grünen Pflanzenzellen, Kohlensäure zersetzen und Kohlenhydrate etc. bilden können, und Zellen, denen gerade dieses Vermögen fehlt und die nur von schon gebildeter, organischer Substanz

Digitized by Google

leben können. Aber gerade aus diesem Gegensatz ziehen die beiden Organismenarten in dem merkwürdigen Doppelwesen, das wir Flechte nennen, besondere Vorteile, durch welche sie sich in ihrem Gedeihen gegenseitig fördern.

Infolge des hohen Anpassungsgrades der Pilz- und Algenzellen aneinander und der damit Hand in Hand gehenden spezifischen Formbildung des durch sie gemeinsam erzeugten Produktes erscheint jede Flechte in hohem Maße als ein einheitlicher Organismus, der sich von einer artgleichen Zellvereinigung kaum unterscheiden läßt. In einem Punkte aber tritt in voller Klarheit die Natur des Doppelwesens zutage, nämlich in der Art ihrer Fortpflanzung. Eine Pilzzelle besitzt niemals die Fähigkeit, eine Algenzelle, und diese ebensowenig die Fähigkeit, eine Pilzzelle hervorzubringen. Die eine Zellenart kann auf die andere ihre Eigenschaften

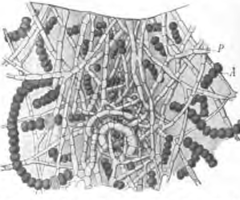


Fig. 375. **Stark vergrößerter Durchschnitt durch ein Stück Flechte.** Nach STAHL. Die Flechte setzt sich zusammen 1) aus den Pilzfäden (*P*), die, sich in allen Richtungen durchkreuzend, ein dichtes Geflecht bilden, und 2) aus den Algenzellen (*A*), die, grün gefärbt und wie Stücke einer Perlschnur aneinandergereiht, im Pilzgeflecht liegen.

nicht übertragen. Soll ein neuer Flechtenorganismus daher gebildet werden, so ist dies nur in der Weise möglich, daß der Pilzkörper (*P*) und der Algenkörper (*A*) ihre eigenen Fortpflanzungszellen liefern, und daß beide dann bei ihrer Keimung wieder durch Zufall zusammengeführt werden und sich zu einem Mischgebilde von neuem vereinigen. Aus der Pilzspore wächst ein Keimfaden hervor, der sich zwar eine Zeitlang durch Sprossung weiter vermehren kann, aber schließlich zugrunde geht, wenn er nicht mit der zugehörigen Algenart zusammentrifft. Ist dies aber geschehen, so legt er sich derselben innig an und umspinnt sie mit Seitenästen, die er treibt. Beide beeinflussen sich dann in der Art ihres Wachstums so sehr, daß sie zusammen Formen bilden, welche weder mit Pilzen noch mit Algen eine entfernte Aehnlichkeit haben.

„Es leuchtet ein," bemerkt SACHS, „daß die chlorophyllhaltigen Algen im Flechtenkörper geradeso als Assimilationsorgane wirksam sind wie die chlorophyllhaltigen Zellen etwa in der Rinde eines grünen Stengels oder in einem Blatt. Ihre Assimilationsprodukte kommen dem

Digitized by Google

Flechtenpilz als Nahrungsmaterial zugute, während umgekehrt die zur Assimilation nötigen Aschenbestandteile den Algenzellen durch den Pilz zugeführt werden. Durch dieses Konvivium aber werden die Flechten nunmehr unabhängig von einem organischen Substrat. Während alle übrigen Pilze Parasiten oder Humusbewohner sind, können sich die Flechten auf rein mineralischem Boden, selbst auf der Oberfläche kristallinischen Gesteins ansiedeln, da ja die in ihnen enthaltene Alge sie unabhängig macht.“ Wir finden sie „befähigt, die unorganische Substanz von Gesteinen, z. B. des Granites, zu zersetzen, um, ähnlich wie die Wurzeln der höheren Pflanzen, diejenigen Mineralstoffe zu gewinnen, welche ihre chlorophyllhaltigen Zellen, die Algen in ihrem Gewebe, zur Assimilation bedürfen. Indem also die Pilze mit bestimmten Algen sich vereinigen, um sich von ihnen ernähren zu lassen, gewinnen sie eine Freiheit in der Wahl ihrer Wohnorte, die keinem anderen Pilz zu Gebote steht“. Entweder bilden sie, wie die Laubflechten, flächenartig ausgebreitete Blätter und Krusten, oder sie stellen, wie die Bartflechten, vielfach verzweigte Sträucher dar; mit einem Wort, sie erzeugen Gestalten,

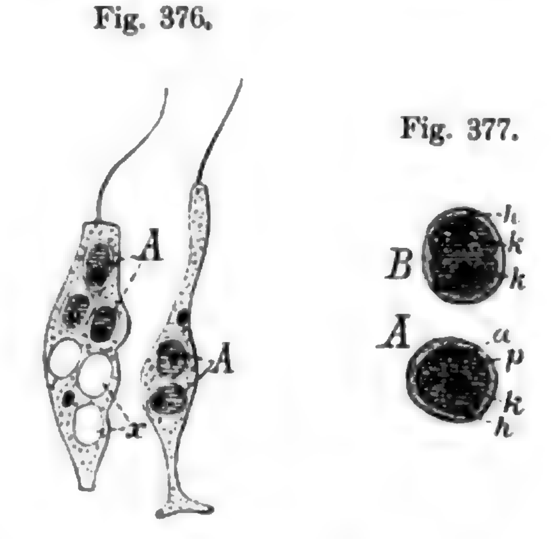


Fig. 376. **Zwei isolierte Entodermzellen einer Seerose** (Anthea cereus). Stark vergrößert. Man sieht in der links stehenden Darmzelle drei gelbe Algenzellen. (A), in der andern zwei gelbe Algenzellen (A) eingebettet. In der linken Darmzelle gewahrt man noch drei Hohlräume, in welchen ursprünglich auch Algen gelegen haben, die aber bei der Präparation herausgefallen sind. Nach O. und R. Hertwig.

Fig. 377. **Gelbe Algenzellen, aus der Darmwand einer Seerose herausgedrückt.** A Ungeteilt. B In Zweiteilung. *h* Zellulosehülle. *k* Kern. *a* Stärkekörnchen. Nach O. und R. Hertwig.

„wie sie sonst nur den typisch chlorophyllhaltigen Pflanzen eigen sind“. Es handelt sich, wie bei diesen, so auch hier darum, die grünen Zellen in geeigneter Weise mit dem Licht und der Luft in Beziehung zu setzen, was entweder durch blattartige Ausbreitung oder durch vielfache Verzweigung des Gewebes zu erreichen ist (J. Sachs).

Der Symbiose der Flechten lassen sich ebenso im Tierreich Erscheinungen zur Seite stellen, welche auf innigem Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen beruhen, allerdings ohne ein so interessantes Gesamtbild darzubieten, wie es für die Flechten einzig in seiner Art ist. Es handelt sich auch hier um ein konstantes Zusammenleben tierischer Zellen mit niedersten, einzelligen Algenarten.

Wie 1871 durch den russischen Botaniker Cienkowsky auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien nachgewiesen wurde, kommen mit Konstanz im Protoplasmakörper gewisser Radiolarienarten niederste, einzellige Algen vor, die sich in ihm durch Teilung vermehren und von anderen Forschern schon als gelbe Zellen beschrieben, aber für Bildungsprodukte des Radiolarenkörpers selbst gehalten worden waren.

Einige Jahre später machten mein Bruder und ich (XV 1879) die Entdeckung, daß bei zahlreichen Aktinienarten in der den Urdarm auskleidenden Epithelschicht zahlreiche kleine, gelbe Zellen (Fig. 377 A)

eingebettet sind, die wir auf Grund ihres ganzen Verhaltens [Zellulosemembran, Stärkekörnchen, selbständige Vermehrung durch Teilung (Fig. 377 A und B), Ueberleben beim Tode ihres Wirtes] für niederste, einzellige Algen erklärten. Sie haben sich direkt in die geißeltragenden Zylinderzellen des Darmdrüsenblattes (Fig. 376) eingenistet, so daß fast jede einzelne von ihnen 2—5 einschließt. Sie gehören so sehr zum charakteristischen Bestandteil gewisser Aktinienarten, daß sie in keinem Individuum vermißt werden, daß sie bei ihrem massenhaften Vorkommen der betreffenden Aktinienart ihre spezifische, grünliche, gelbliche oder bräunliche Färbung verleihen.

Aehnliche Genossenschaftsverhältnisse wie bei den Aktinien wurden unmittelbar darauf noch in vielen anderen Fällen durch Brandt, Geddes, Graff, Geza Entz etc. nachgewiesen, nämlich bei mehreren Infusorien, bei Hydra viridis, bei Spongilla viridis, bei Medusen und Velellen, bei Stachelhäutern, Würmern und Schnecken. Meist sind hier die eingenisteten Algenzellen intensiv chlorophyllgrün gefärbt und dabei noch von einer viel geringeren Größe als die gelben Algenzellen der Radiolarien und Aktinien. Auch tragen sie, wie bei Hydra viridis, zum charakteristischen Habitus der betreffenden Art so wesentlich bei, daß sie geradezu ein wichtiges Artmerkmal abgeben.

Wie bei den Flechten scheint aus der Symbiose von Tier- und Algenzellen ebenfalls ein gegenseitiger Nutzen zu erwachsen, so daß man von einem parasitischen Verhältnis nicht gut reden kann. Wahrscheinlich kommt die Kohlensäure, welche in dem tierischen Gewebe als Abfallsprodukt bereitet wird, den Algen zugute, während der Sauerstoff, welcher im Stoffwechsel der Algen entsteht, von den Tierzellen wieder aufgenommen und zur Oxydation der als Nahrung dienenden, organischen Substanzen verwendet wird. Dazu gesellen sich vielleicht noch andere Vorteile auf beiden Seiten. Eingenistet in den Geweben der Tiere, sind die Algen den Nachstellungen anderer Geschöpfe entzogen; sie können daher unter diesen in jeder Beziehung günstigen Bedingungen rascher wachsen und sich durch Teilung fortpflanzen, als es ohnedem möglich wäre, wofür die Massenhaftigkeit ihres Auftretens in klarer Weise spricht. Die Tiere dagegen beherbergen in den Algenzellen ein sehr nützliches Nährmaterial, das sich durch Fortpflanzung selbst erhält; wahrscheinlich entziehen sie den Algen überschüssige Produkte ihrer Assimilation, wie Stärke und Zucker.

Von solchen Gesichtspunkten aus betrachtet, bietet uns der Haushalt eines mit Algen zusammenlebenden Tieres ein interessantes Schauspiel dar. In ihrer Symbiose vollzieht sich gewissermaßen derselbe Kreislauf der Stoffe, der in der gesamten Natur zwischen Tier- und Pflanzenreich stattfindet, auf allerengstem Raume zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen, die durch Symbiose scheinbar zu einer Individualität vereinigt sind.

III. Die parasitische Vereinigung.

Von der Symbiose sind als eine zweite Gruppe solche Verbindungen zweier artungleicher Zellen zu unterscheiden, innerhalb welcher die eine durch die andere Art in ihren Lebensprozessen wesentlich geschädigt wird. Beide Zellenarten befinden sich gewissermaßen in einem Kampf miteinander. Im Gegensatz zur Symbiose bezeichnen wir die Verbindung daher als eine parasitäre, und wir begeben uns bei ihrer Betrachtung vom normalen auf das pathologische Gebiet.

Digitized by Google

In die Gewebe höherer Organismen können fremdartige Zellen, durch besondere Verhältnisse begünstigt, eindringen, in ihnen einen geeigneten Boden für ihre Vermehrung finden und durch ihren Einfluß auf die Wirtsgewebe charakteristische Gewebsformen hervorrufen, die man in der pathologischen Anatomie Infektionsgeschwülste nennt. Diese zeigen je nach der Lokalität, in der sie entstanden sind, und je nach der fremdartigen Organismenart, welche sie veranlaßt hat, ein durchaus eigenartiges Gepräge, aus dem man sofort einen Schluß auf den spezifischen Krankheitserreger machen kann.

Auf die Anwesenheit von Tuberkelbacillen sind die eigentümlichen Miliartuberkel und die knötchenförmigen Geschwülste in der Haut bei Lupus zurückzuführen. Das syphilitische Kontagium bedingt je nach den Organen, in denen es zur Entwicklung gekommen ist, eine ganze Reihe typischer Geschwulstformen, Kondylome, Gummata etc. Ob endlich die verschiedenen Arten der Carcinome und Sarkome vielleicht auch parasitären Ursprungs sind, muß zurzeit noch sehr fraglich erscheinen, da es nicht geglückt ist, den Mikroorganismus nachzuweisen, geschweige denn in Reinkultur zu züchten und zu überimpfen.

Durch das Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen wird in den pathologischen Geschwülsten die gegenteilige Erscheinung wie bei der Symbiose hervorgerufen. Während hier die Stoffwechselprozesse der beiden verbundenen Organismen trotz ihrer Verschiedenartigkeit doch zueinander passen, so daß der eine den anderen nicht schädigt, im Gegenteil ihm in vielen Fällen sogar ganz offenbaren Nutzen bringt, übt dort der Eindringling oder Parasit durch seinen Stoffwechsel eine bald mehr, bald weniger intensive Schädigung auf die umgebenden Gewebe des Wirtes, ja schließlich auf seinen ganzen Organismus aus. Er wird für ihn zu einem Verderben bringenden, unter Umständen tödlichen Gift.

Die Schädigung beruht weniger darauf, daß der Parasit dem Wirtsgewebe Nahrung entzieht, sondern ist in dem Umstand begründet, daß er bei seinem Stoffwechsel organische Verbindungen erzeugt, die schon in geringsten Dosen eine ganz erstaunliche Giftwirkung auf die Zellen des Wirtsorganismus ausüben. Von manchen Mikroorganismen ist es gelungen, die giftigen Stoffe oder Toxine zu isolieren und in konzentriertem Zustande darzustellen, das Tuberkulin, das Gift des Staphylococcus, des Diphtheriebacillus etc. Es ist überraschend, in welchen geringen Dosen die Toxine, welche in die Reihe der Proteinverbindungen gehören, wenn sie in den Kreislauf eines Tieres gebracht werden, die gefährlichsten Vergiftungssymptome bewirken, hohes Fieber, Lähmungen im Bereiche des Nervensystems, fettige Entartung der Zellen, namentlich der Nierenepithelien, durch welche die Ausscheidung und Entfernung der Toxine aus dem Blute besorgt wird.

Im Gegensatz zur Symbiose, bei welcher man z. B. die eingedrungenen Algenzellen als integrierende Bestandteile der Gewebszellen selbst gehalten hat, erscheinen die pathologischen Geschwülste als etwas dem Organismus Fremdartiges, als Störungen seines Normalzustandes. Auch zeigen sie uns teils eine direkte Schädigung der Wirtszellen, teils rufen sie reaktive Erscheinungen vom Wirtsorganismus zur Abwehr der ihm fremdartigen Mikroben hervor.

Um ein Beispiel anzuführen, so hat die Ansiedlung von Tuberkelbacillen zur Folge, daß durch den von ihnen ausgeübten Reiz die umgebenden fixen Gewebszellen in Wucherung geraten und ein hirsekorn-

Digitized by Google

großes Knötchen bilden, das aus protoplasmatischen, epitheloiden Zellen zusammengesetzt ist. Unter diesen entwickeln sich auch einzelne besonders protoplasmareiche und von vielen Kernen erfüllte Riesenzellen. Teils in den Zellen, teils zwischen ihnen finden sich die Bakterienkolonien. Nach einiger Zeit lassen die von den Tuberkelbacillen befallenen Zellen Veränderungen des Kerns und Protoplasma, Schrumpfung und Zerfall des ersteren, hyaline Degeneration des letzteren erkennen, Erscheinungen, die man als Koagulationsnekrose bezeichnet hat. Auf den fremdartigen Reiz reagiert dann auch die weitere Umgebung der vom Parasiten befallenen und veränderten Gewebspartie; es bilden sich entzündliche Erscheinungen aus unter Beteiligung des angrenzenden Gefäßsystems; weiße Blutkörperchen wandern nach dem Ort der Schädigung hin, dringen teilweise zwischen die epitheloiden Zellen selbst hinein und infiltrieren die nächste Umgebung des Tuberkels. Indem beim weiteren Fortschreiten der Koagulationsnekrose die zentralen Partien absterben, kommt es schließlich zur sogenannten Verkäsung des Tuberkels.

Digitized by Google

SECHZEHNTES KAPITEL.

Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus.

Als Teile eines Organismus stehen alle Zellen in vielfachen, festgeregelten Beziehungen zueinander und müssen in dieser oder jener Weise Wirkungen aufeinander auszuüben imstande sein; nicht minder sind sie vom Gesamtorganismus abhängig, wie sie selbst auch wieder in geringerem oder höherem Grade seinen Gesamtzustand mitbedingen. In die Mittel und Wege, auf denen die Zellen im Verkehr miteinander treten, einen ungefähren Einblick zu gewinnen, ist die Aufgabe des sechzehnten Kapitels.

Daß zurzeit auf dem Gebiet unsere Kenntnisse noch recht oberflächliche sind, sei gleich hervorgehoben. Vielleicht gibt die folgende Darstellung zu eingehenderen Untersuchungen eine Anregung. Es werden hier vier Wege unterschieden, auf denen die Zellen des Organismus in Verbindung miteinander treten:

I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen.
II. Verbindungen der einzelnen Zellen untereinander durch Protoplasmafäden.
III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen.
IV. Verkehr der Zellen auf chemischem Weg durch die im Organismus zirkulierenden Säfte.

I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen.

Solange die Zellen nicht von Membranen umgeben sind, wird eine dichte Aneinanderlagerung der Rindenschichten ihrer Protoplasmakörper schon hinreichen, daß sich Reize von dem einen auf den anderen unmittelbar fortpflanzen. Es ist daher denkbar, daß bei den Tieren am Anfang ihrer Embryonalentwicklung, wo die nackten Zellen, zu den Keimblättern zusammengefügt, sich unmittelbar berühren, allein auf diesem Wege eine Beeinflussung stattfindet. Doch wird neuerdings auch das Vorkommen von Protoplasmabrücken beschrieben (HAMMAR, p. 466).

Durch bloßen Kontakt der Zellen können vielleicht auch im entwickelten Organismus, wie z. B. innerhalb mancher Epithelarten (Flimmerepithel, Epithel des Darmkanales etc.) Reizübertragungen stattfinden.

Es genügt, auf diese Möglichkeiten aufmerksam gemacht zu haben, da genauere Kenntnisse hierüber zurzeit noch fehlen.

Digitized by Google

II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden. (Intercellularbrücken.)

I. Histologische Befunde.

Auf Grund verschiedener Beobachtungen haben einige Botaniker und Tierphysiologen die Hypothese aufgestellt, daß wahrscheinlich alle einzelnen Zellen eines vielzelligen Organismus durch feine Fäden untereinander in direktem Zusammenhang stehen. Sie sprechen sich schon vom physiologischen Standpunkt gegen das Wort Zellenstaat aus, mit welchem man so häufig den pflanzlichen und tierischen Körper bezeichnet (vgl. auch Kap. XVII) und erklären ihn für einen einheitlichen, mächtigen Protoplasmakörper, in welchen von Strecke zu Strecke Kerne als Mittelpunkte des Stoff- und Kraftwechsels (Synergiden von SACHS) eingebettet und Membranen und Zwischensubstanzen zu teilweiser Sonderung, zur Stütze und zu anderen Zwecken eingelagert sind. Nach J. SACHS und RUSSOW ist „die multicelluläre Pflanze von der unicellulären nur dadurch verschieden, daß in ersterer das Protoplasma von zahlreichen, sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei letzterer das Protoplasma ungekammert bleibt."

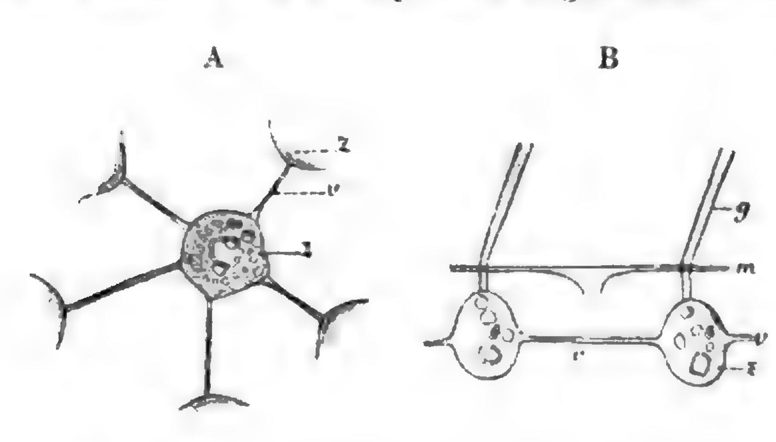


Fig. 378. A **Lebende Zelle von Volvox aureus von oben gesehen, mit 5 Plasmaverbindungen.** B **Zwei Zellen von Volvox aureus, welche ihre Geißeln durch die Hüllamelle hindurchsenden, im Längsschnitt;** beide Zellen sind durch eine vom Schnitte getroffene Plasmaverbindung verknüpft. Nach ARTHUR MEYER. z Volvoxzelle. v Verbindungsfaden. m Membran. g Geißel.

In der von SACHS gegebenen Fassung ist die Lehre von dem kontinuierlichen Zusammenhang aller Protoplasmateile eines vielzelligen Organismus ohne Frage nicht haltbar; sie ist den Tatsachen nicht entsprechend. Denn in sich abgeschlossene, isolierte Zellen gibt es gewiß bei Pflanzen sowohl wie bei Tieren. Bei diesen sind die Lymphkörperchen, Blutzellen, manche Knorpelzellen, Muskelprimitivbündel etc. zu nennen. Von solchen Fällen abgesehen, sind allerdings Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen sehr häufig nachweisbar, und es ist wohl auch zu erwarten, daß die Nachweise derartiger Verbindungen sich noch erheblich vermehren werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet. Von den Beobachtungen, welche über die Verbreitung von Protoplasmaverbindungen zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen vorliegen, seien einige Beispiele hier zusammengestellt:

1) In einer sehr typischen und regelmäßigen Verbindung untereinander stehen die Zellen im Körper der verschiedenen Volvoxarten, jener niederen Algengattung, welche eine so große Aehnlichkeit mit dem Keimblasenstadium in der Entwicklung der Tiere zeigt. Bei Volvox aureus (Fig. 378 A und B) ist jede einzelne, in der trophischen Hälfte der Blasenoberfläche gelegene Zelle in eine dicke, weiche Gallerte ein-

Digitized by Google

gehüllt, mit 2 langen Geißeln ausgerüstet und mit 5 oder 6 Nachbarzellen durch je einen langen, feinen Protoplasmafaden verbunden. In der generativen Hälfte sind die Verbindungsfäden zahlreicher (Fig. 379); namentlich werden die hier entstehenden großen Sporen durch Bündel von 3—6 Fäden mit den einzelnen Zellen ihrer Umgebung in Zusammenhang getroffen. Die Verbindungen bleiben sogar noch einige Zeit erhalten, wenn die Spore schon in 2, 4 und mehr Teilstücke zerfallen ist. Bei Volvox globator ist das Verhältnis ein etwas anderes (Fig. 380). Die einzelnen Zellen senden einander 5 bis 7 dicke Arme entgegen, welche aber an den Stellen, wo sie sich treffen, voneinander durch eine feine Membran (*m*) getrennt werden, von welcher der Gallertmantel (*g*) der einzelnen Zellen noch besonders umhüllt ist. Die Membran verhält sich ähnlich wie die Schließhaut zwischen den aneinander grenzenden Tüpfeln zweier Pflanzenzellen. Sie wird von 2 bis 3 feinen Poren durchsetzt, durch welche sehr zarte Verbindungsfädchen von einem Protoplasmaarm zum anderen hinüberziehen.

Fig. 379. Fig. 380.

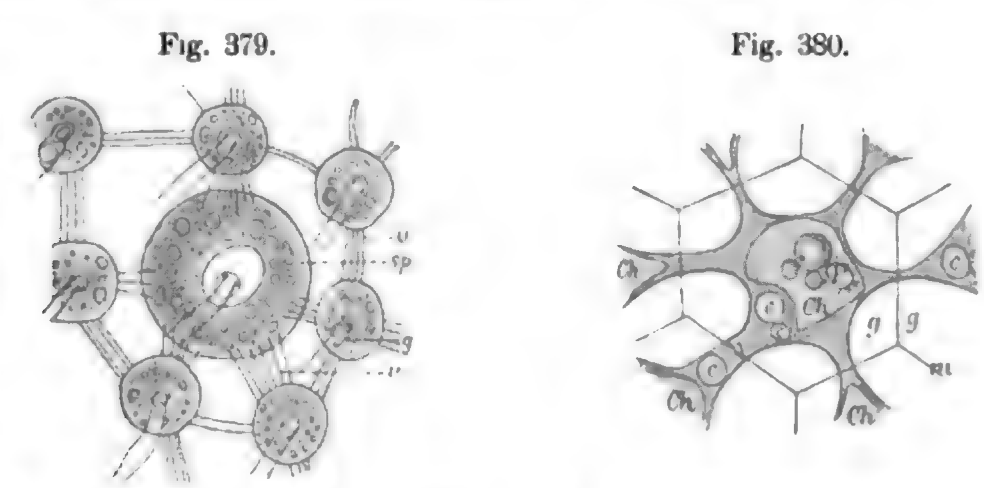


Fig. 379. **Spore aus einer jungen, noch nicht ausgeschlüpften Kugel von Volvox aureus,** mit den Nachbarzellen durch Plasmafäden verbunden. Nach ARTHUR MEYER. *v* Verbindungsfaden. *sp* Spore.

Fig. 380. **Einzelnes Zellenindividuum der trophischen Hemisphäre von Volvox globator,** von oben gesehen. Nach ARTHUR MEYER. *c* Kontraktile Vakuolen. *Ch* Chromatophor. *P* Pyrenoid. *m* Die Hüllamelle. *g* Gallerte der Membran.

2) Seit der Entdeckung von TANGL (1879), daß im Endosperm der Phanerogamen (Fig. 381) die Zellen durch Protoplasmafädchen verbunden sind, ist die Aufmerksamkeit der Botaniker auf die Frage nach dem Zusammenhang der Zellen untereinander hingelenkt worden. RUSSOW GARDINER, HICKS, HILLHOUSE, KIENITZ, GERLOFF, STRASBURGER u. a. haben an den verschiedensten pflanzlichen Objekten den Nachweis geführt, daß in der Zellulosemembran feinste Poren vorkommen, durch welche sehr schwer sichtbar zu machende Protoplasmafädchen hindurchtreten und den protoplasmatischen Inhalt einer Zelle mit dem ihres Nachbarn verbinden. Am leichtesten sind solche Verbindungen an den Siebröhren zu erkennen, langen, aufeinanderfolgenden Schläuchen, die durch quere Scheidewände, die Siebplatten, getrennt sind. Jede Platte ist wie ein Sieb von zahlreichen Poren durchsetzt, durch welche die Protoplasmakörper der aneinander grenzenden Schläuche kontinuierlich ineinander übergehen.

Verbindungen scheinen ferner überall an solchen Stellen vorhanden zu sein, an denen die Zellwände Tüpfel besitzen. Doch ist gewöhnlich

Digitized by Google

der Nachweis mit großen Schwierigkeiten verknüpft und nur mit stärkster Vergrößerung zu führen. Am besten fertigt man feine Schnitte an, bedeckt sie mit einem Tropfen Schwefelsäure, wäscht nach einigen Sekunden den Schnitt in destilliertem Wasser aus und färbt ihn darauf mit einem Gemisch von Pikrinsäure und Anilinblau in 50-proz. Alkohol. Die Plasmakörper, welche sich infolge der Einwirkung der Schwefelsäure von der gequollenen Zellwand zurückgezogen haben, sind dunkelblau gefärbt, ebenso feine Fortsätze, die zu den Tüpfeln gehen, durch die dünne Schließhaut hindurchtreten und sich mit entsprechenden Fortsätzen der Nachbarzellen verbinden. Die ganze Struktur ist außerordentlich zart. Daher zeigen, wie STRASBURGER bemerkt, „uns nicht alle Plasmakörper ihre gegenseitige Verbindung gleichzeitig, vielmehr nur diejenigen, die bei Ausführung des Schnittes in keiner Weise gelitten hatten, und die rasch durch die Schwefelsäure fixiert wurden. Die lädierten, resp. die nicht rasch genug fixierten Zellen haben ihre Fortsätze eingezogen."

Fig. 381.

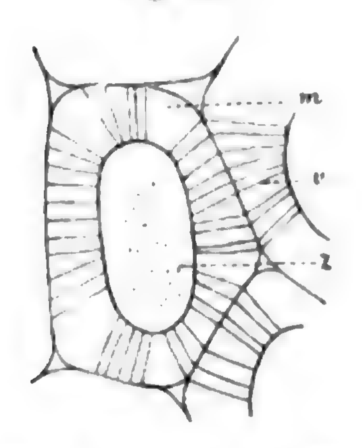


Fig. 382.

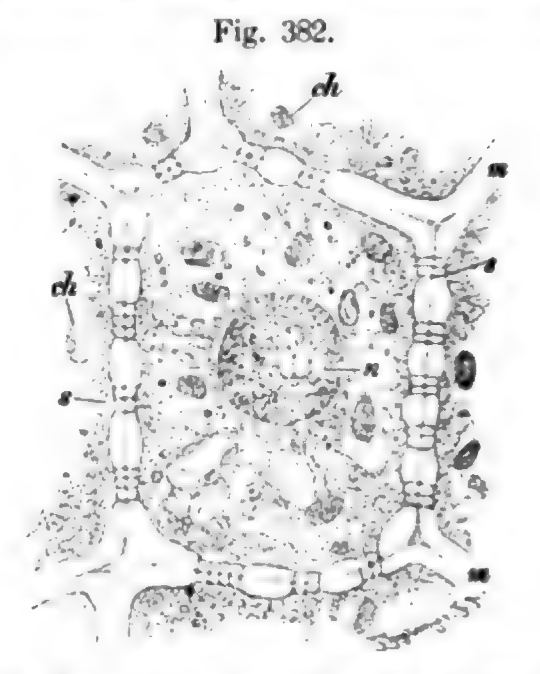


Fig. 381. **Zelle aus dem Endosperm von Chamaerops excelsa aus der Peripherie des Endosperms.** Nach A. MEYER. Die Zellen wurden erst mit Kalilauge, dann mit Schwefessäure (1 + 3 Wasser), hierauf mit Jodjodkalium II und wieder mit Schwefelsäure (1 + 3) und schließlich mit Methylviolett behandelt. So wurden die Kanäle deutlich gefärbt, in denen die Plasmaverbindungen verliefen. 660-fach vergrößert.

Fig. 382. **Eine Zelle aus der Rinde der Mistel (Viscum alb.)** nach entsprechender Härtung und Färbung der Protoplasten und Quellung der Wände (*m*). Die Schließhäute (*s*) der Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt, *ch* Chloroplasten. *n* Zellkern. Vergr. 1000. Aus STRASBURGER.

Ein besonders geeignetes Objekt zum Studium der Plasmaverbindungen bei Pflanzen scheint die Mistel zu sein (Fig. 382). Bei ihr hat sich feststellen lassen, daß sämtliche lebende Zellen durch zahlreiche feine Fäden miteinander vereinigt sind, und daß dabei keine Gewebsart ein System für sich bildet. Bei langgestreckten Zellen finden sich die meisten Verbindungen an den Querwänden. Nach Messungen und Zählungen, welche KUHLA vorgenommen hat, besitzt eine Markstrahlzelle, die 4000 □-μ Wandfläche im Gesamtumfang hat, ca. 400 Plasmaverbindungen, während eine Ersatzfaser mit 5750 Gesamtumfang ungefähr 700 Plasmaverbindungen nach allen Seiten aussendet.

3) Im tierischen Körper sind Verbindungen der Zellen untereinander schon seit langer Zeit bekannt. Am leichtesten sind sie in manchen Formen der Bindesubstanz nachzuweisen. Die sternförmigen

Digitized by Google

Zellen im Gallertgewebe sind durch zahlreiche, fein verzweigte Ausläufer untereinander in Zusammenhang gesetzt in einer noch reich-

Fig. 383.

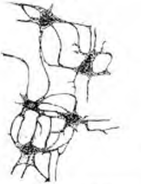


Fig. 384.

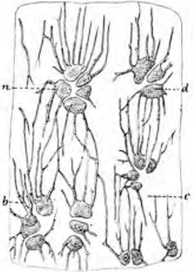


Fig. 383. **Hornhautkörperchen, durch Protoplasmafäden zu einem Netz verbunden, aus einem Flächenschnitt einer vergoldeten Hornhaut vom Kalbsauge.**

Fig. 384. **Kopfknorpel vom Calmar, in Pikrinsäure und Glyzerin untersucht.** Nach RANVIER. *c* Grundsubstanz. *d* Zellkörper. *b* Anastomosierende Ramifikationen der Zellen.

licheren Weise als die Zellen einer Volvoxkugel. Von faserigen Bindesubstanzen liefert uns die Hornhaut (Fig. 383) ein sehr beweisendes Präparat, wie die in den Saftlücken eingeschlossenen Hornhautkörperchen sich durch sehr zahlreiche Protoplasmafädchen zu einer Art Netzwerk verbinden. Im Zahnbein hängen die Elfenbeinzellen durch ihre auf das feinste verzweigten Zahnbeinfasern und im Knochen die Knochenkörperchen

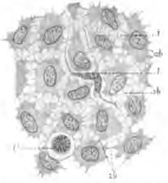


Fig. 385. **Untere Zellenschicht vom Kiemenblattepithel einer Salamanderlarve bei Flächenbetrachtung.** Nach FLEMMING. Die Intercellularbrücken (*i*, hell) sehr weit, die Zellenkörper auf zackige Formen kontrahiert. In der Mitte eine Wanderzelle in den Lücken mit lang ausgestreckten Fortsätzen; ferner eine solche, zur Kugelform kontrahiert, in Mitose. *zb* Zellenbrücken.

durch ihre Ausläufer zusammen. Dagegen scheinen im Knorpel die Elemente allerdings gewöhnlich für sich isoliert zu sein, wenn man vom

Digitized by Google

Knorpel der Schädelkapsel der Cephalopoden (Fig. 384) und einigen anderen Ausnahmen absieht.

Größere Schwierigkeiten bereitet der Nachweis der Zellverbindungen bei den Epithelien. Doch hat auch hier die Lehre von den Zellbrücken allmählich einen festeren Boden gefaßt, seitdem Bizzozero und andere nachgewiesen haben, daß die von Max Schultze zuerst beschriebenen Stacheln und Riffe der Zellen des Rete Malpighi nicht wie die Zähne einer Knochennaht ineinandergreifen, sondern Fäden sind, die sich zwischen benachbarten Zellen allseitig ausspannen und kleine, mit Lymphe erfüllte, intercelluläre Spalten überbrücken. Man kann daher jetzt die unter dem Stratum corneum der Oberhaut gelegene, weiche Schicht als ein einziges, der Lederhaut aufgelagertes Netzwerk von Zellen betrachten, welches den Körper überzieht. Das Netzwerk (Fig. 385) setzt sich aus kleinen, teils zylindrischen, teils polygonalen, teils abgeplatteten Protoplasmaklümpchen mit ihren Kernen zusammen, welche auf der einen Seite durch feine, dem Lymphsystem hinzuzurechnende Intercellularlücken (*i*) voneinander gesondert, auf der anderen Seite aber auch wieder durch zahlreiche feine, durch die Lücken ausgespannte Fäden oder die Intercellularbrücken (*zb*) zu einem zusammengesetzten System verbunden werden.

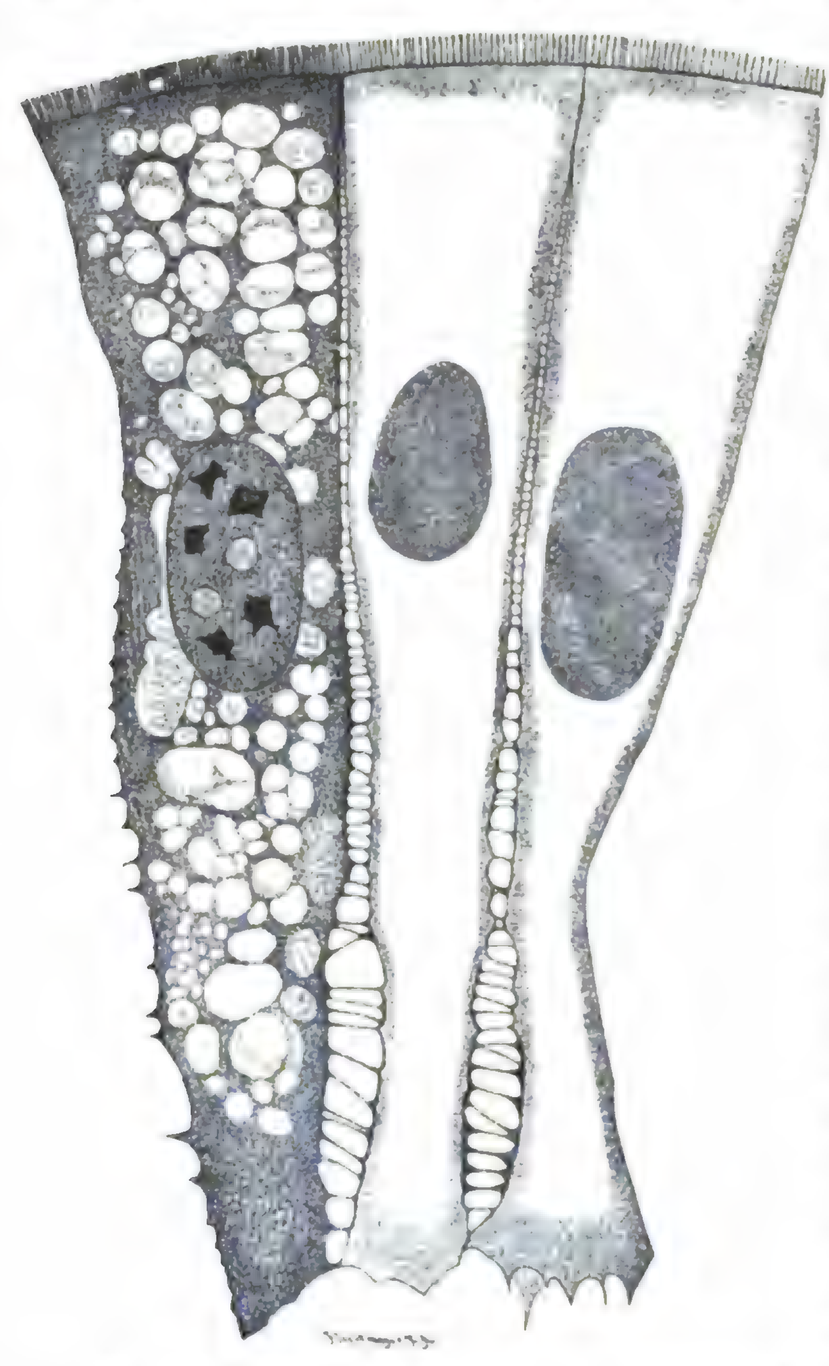


Fig. 386. **Darmepithelzellen von Salamandra.** Sublimat, Vanadiumhämatoxylin. Die Zellen waren in diesem Falle stark vakuolisiert und im übrigen sehr fein granuliert (genuine Plasmamikrosomen). Die Intercellularräume sind nächst der Basis der Zellen über die Norm erweitert und die Intercellularbrücken daher an dieser Stelle stark gedehnt, weiter nach aufwärts indessen von normaler Beschaffenheit. Nach Heidenhain.

Von verschiedenen Forschern (Neyt, Kolossow, Cohn, Garten, Carlier) ist der Versuch gemacht worden, einen Zusammenhang der Zellen

Digitized by Google

auch für andere Formen des Epithels mittels besonderer Präparations- und Färbemethoden nachzuweisen. Nach COHN, GARTEN, CARLIER, HEIDENHAIN etc. sollen sich die Zylinderzellen des Magens und Darmkanals an ihren Seitenwänden durch zahlreiche quere Fädchen verbinden (Fig. 386). KOLOSSOW beschreibt Intercellularbrücken von den einfachen Plattenepithelien der serösen Häute (Fig. 387), NEYT von der einfachen Zellschicht der DESCEMETschen Membran.

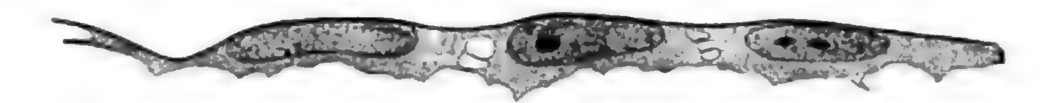


Fig. 387. **Bauchfellepithelzellen von Salamandra im senkrechten Durchschnitt mit Intercellularbrücken.** Das Epithel trägt an der freien Oberfläche eine verdichtete Grenzschicht von membranöser Beschaffenheit. Sublimat-Osmiumsäure, Vanadiumhämatoxylin. Nach HEIDENHAIN.

Zellenverbindungen werden drittens auch in der Gruppe der Muskelgewebe angetroffen. Schon zur Zeit SCHWANNS hat man das einzelne Muskelprimitivbündel eine Zellfusion genannt. Es ist, wie wir jetzt besser sagen, ein Syncytium, zusammengesetzt aus vielen Hunderten von Zellen, welche als sogenannte Muskelkörperchen überall in der kontraktilen Substanz verteilt und wahrscheinlich untereinander durch feine Protoplasmafädchen vereint sind. Eigenartige netzförmige Verbindungen quergestreifter, sich verästelnder Muskelzellen (Fig. 388) finden sich in der Darmwand der Insekten und im Herz der Wirbeltiere.

Fig. 388.

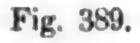
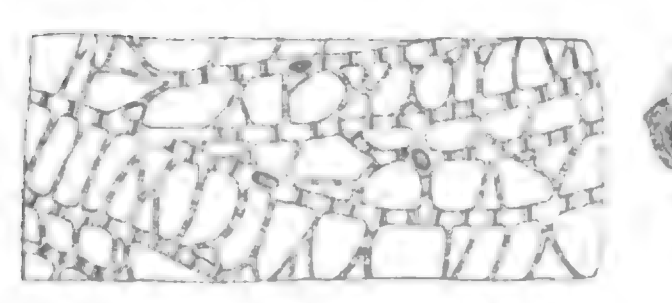


Fig. 389.



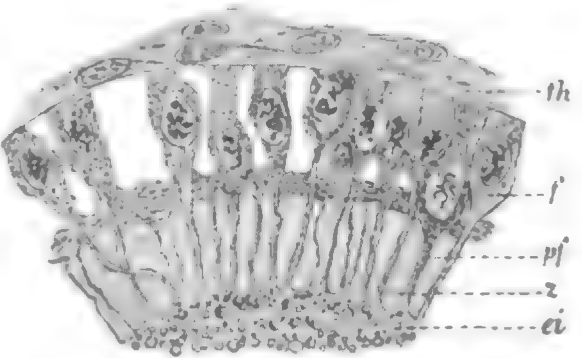


Fig. 388. **Muskulatur eines Darmdrüsenschlauchs von Porcellio scaber.** Nach WEBER.

Fig. 389. **Stück eines Durchschnitts durch einen Eifollikel vom Kanincheneierstock.** Nach RETZIUS. *ei* Stück der Eirinde mit Protoplasmafäden (*pf*), welche, die Zona pellucida (*z*) durchsetzend, sich mit den Follikelzellen (*f*) verbinden. *th* Theca folliculi.

In unserer Aufzählung sind viertens auch die Eizellen nicht zu vergessen (Fig. 389). Nach den Untersuchungen von PALADINO und RETZIUS hängen sie während ihrer Entwicklung, ähnlich wie die Sporen einer Volvoxkugel mit den benachbarten Zellen, so hier mit den Follikelzellen zusammen. Diese verlängern sich in zarte Protoplasmafortsätze, welche in die Porenkanälchen der Zona pellucida eindringen und in den Dotter des Eies übergehen.

Die bisher beschriebenen Zusammenhänge finden zwischen den zusammengehörigen Elementen einer Gewebsgruppe, entweder des Bindegewebes oder des Epithels oder des Muskelgewebes, statt. Indessen

Digitized by Google

werden von einigen Forschern, wie von LEYDIG und namentlich in jüngster Zeit von SCHUBERG, Befunde mitgeteilt, nach welchen an diesen und jenen Körperstellen verschiedener Tiere auch direkte protoplasmatische Verbindungen zwischen Zellen verschiedener Gewebsformen, zwischen Epithel- und Bindegewebszellen, zwischen Endothel und glatten Muskelfasern oder diesen und Bindegewebszellen vorkommen sollen. In seinen neuesten „Untersuchungen über Zellenverbindungen" betrachtet SCHUBERG (1903) es als erwiesen, daß in der Haut vom Axolotl Zellen der Epidermis und Bindegewebszellen der Lederhaut durch einzelne feine Protoplasmafädchen untereinander zusammenhängen.

Zum Schluß der Zusammenstellung sei noch erwähnt, daß neuerdings HAMMAR auch den Nachweis zu führen sucht, daß zwischen den Furchungszellen der Eier von Echinus miliaris primäre Zusammenhänge bestehen.

Inwieweit in einem Teil der hier referierten Angaben der Sachverhalt richtig dargestellt ist, läßt sich zurzeit noch nicht übersehen. Jedenfalls sind für manche Verhältnisse noch genauere Darstellungen und Bestätigungen von anderer Seite abzuwarten. Denn die Frage des Zusammenhanges der Zellen im tierischen Körper ist vielfach sehr schwierig zu entscheiden; sie ist indessen eine so wichtige, daß nur gewünscht werden kann, es möchten sich die besonders auf sie gerichteten Detailuntersuchungen vermehren und die zum Ziel führenden Methoden noch vervollkommnet werden.

2. Die physiologische Bedeutung.

Reizleitung und Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen.

Die physiologische Bedeutung der Plasmaverbindungen zwischen den Zellen kann eine doppelte sein. Einmal haben wir in ihnen Bahnen zu erblicken, auf denen Reize von einer Zelle auf die andere übertragen werden. Zweitens können sie auch zum Transport von Stoffen dienen.

Im Vergleich zur Nervenleitung wird wahrscheinlich die Uebertragung durch Protoplasmafäden eine viel weniger rasche und intensive, aber dafür vielleicht eine mehr kontinuierliche und durch ihre Dauer eine wirksamere sein. Wenn man die Leistungen eines Telephons berücksichtigt und überlegt, wie durch einen einfachen Metalldraht auf große Entfernungen hin Sätze und komplizierte Melodien mitgeteilt werden, dann wird man auch die Möglichkeit nicht in Abrede stellen können, daß durch einen feinen Faden von Protoplasma komplizierte Zustände einer Zelle sich anderen mitteilen können.

Mit Hilfe des Versuches wird es möglich sein, hier und da in das Wesen der Reizübertragung durch Protoplasmabrücken tiefere Einblicke zu gewinnen, wie durch das folgende, von PFEFFER ausgeführte Experiment. Schon im ersten Hauptteil (p. 275) wurde mitgeteilt, daß das Protoplasma einer Pflanzenzelle nur unter dem Einfluß des Kerns befähigt ist, eine Zellulosemembran auszuscheiden. Wird ein durch Plasmolyse von der Zellhaut abgelöster Plasmakörper durch äußere Eingriffe in einen kernhaltigen und einen kernfreien Teil zerlegt, so umgibt sich nur der erstere bei vollständiger Trennung mit einer neuen Membran. Dagegen scheidet auch der kernfreie Teil Zellulose ab, wenn er nur durch einen allerfeinsten Protoplasmafaden mit dem kernhaltigen Stück zusammenhängt.

Es läßt sich der Versuch noch in anderer Weise modifizieren. PFEFFER hat Zellen eines Moosprotonema etc. derart präpariert, daß

Digitized by

eine völlig isolierte, kernfreie Protoplasmamasse der einen Zelle durch feine, die Zellwand durchsetzende Fäden mit dem kernführenden Inhalt der Nachbarzelle in Verbindung blieb. In diesem Falle bildete sich um das kernfreie Stück eine Membran aus. Sie trat aber nicht auf, wenn in der Nachbarzelle die trennende Querwand ebenfalls nur mit isoliertem, kernfreiem Protoplasma in Verbindung stand. Damit ist erwiesen, daß der zur Hautbildung erforderliche Reiz auch durch die feinen, die Scheidewand zweier Zellen durchdringenden Verbindungsfäden übermittelt werden kann.

Es steht nichts im Wege, Aehnliches auch für die Uebermittelung anderer funktioneller Zustände anzunehmen. Aufgabe hierauf gerichteter Beobachtungen und Experimente wird es sein, das zurzeit noch sehr spärliche Tatsachenmaterial zu vervollständigen.

Außer der Reizleitung haben die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen in vielen Fällen der Stoffwanderung zu dienen. Bei den Pflanzen können wahrscheinlich durch sie kleinste Stärkekörnchen und Fetttröpfchen etc. direkt von Zelle zu Zelle transportiert werden, wie Klebs, Russow, Pfurtscheller und andere Botaniker annehmen. Auch das Protoplasma selbst könnte auf diesem Wege von einer in die andere Zelle überwandern. Hieraus würde sich erklären, daß im Herbst beim Absterben der Blätter die Zellen mit Außnahme der Schließzellen ihren Inhalt verlieren (Kienitz, Meyer). Barfurth gibt an, den Transport feiner Körnchen aus einer Zelle in die andere auf der Bahn protoplasmatischer Verbindungsfäden direkt an den lebenden Zellen des Zwiebelhäutchens beobachtet zu haben.

In der tierischen Literatur finden sich nur einzelne zerstreute Bemerkungen über das vorliegende Thema. Plato hat den Nachweis zu führen gesucht, daß die interstitiellen Zellen des Hodens vom Kater und von anderen Säugetieren Fett in sich aufspeichern und es zu gewisser Zeit durch Röhrchen in der Tunica propria der Samenkanälchen an die Fußplatten der Sertolischen Zellen abgeben, von welchen es dann weiter als Nährmaterial den Samenzellen übermittelt wird. Die Zellbrücken welche zwischen Ei und Follikelepithel nachgewiesen worden sind, werden ebenfalls von vielen Forschern für Ernährungswege gehalten.

III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfibrillen.

Bei den Tieren ist außer der Protoplasmaverbindung und wahrscheinlich auf Grundlage derselben noch eine weitere höhere Form des Zusammenhangs zwischen den Elementarteilen in der Nervenverbindung entstanden. Durch sie wird eine direkte, unmittelbare Beziehung zwischen räumlich weit getrennten Teilen mit Ueberspringung aller zwischengelegenen Gewebe hergestellt. Erregungszustände eines Körperteils können so auf große Distanzen in kürzester Zeit auf einen anderen weit entfernten Teil übertragen werden. Das funktionelle Abhängigkeitsverhältnis der Elementarteile im Gesamtorganismus hat dadurch eine höhere Ausbildungsform angenommen. Wie groß dasselbe ist, läßt sich schon daraus ersehen, daß Durchschneidung der Nervenfasern in sehr vielen Fällen Degeneration der aus dem funktionellen Zusammenhang gebrachten Zellelemente zur Folge hat.

IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus zirkulierenden Säfte.

Ein stofflicher Verkehr und eine dadurch bedingte, wechselseitige Abhängigkeit der Elementarteile voneinander wird durch die Saftströme

Digitized by Google

herbeigeführt, die im vielzelligen Organismus zirkulieren. Es gilt dies sowohl für die Pflanzen wie für die Tiere.

Bei den Pflanzen bewegen sich in Wasser gelöste Stoffe, die von den Wurzeln aus dem Boden aufgesaugt werden, nach den oberirdischen Teilen, um dort bei der Blatt- und Blütenbildung verbraucht zu werden. Und umgekehrt werden von den oberirdischen Teilen durch den Assimilationsprozeß wieder Stoffe erzeugt, die auch zum Wachstum der Wurzeln dienen, welche ja selbst nicht imstande sind, aus den dem Boden entzogenen Stoffen organische Substanz zu erzeugen. So muß im Pflanzenkörper beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen. Infolgedessen müssen oberirdische und unterirdische Teile sich in ihrem Wachstum in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander befinden. Blätter und Blüten können nur in dem Maße erzeugt werden, als das Wurzelwerk imstande ist, die dazu nötigen Stoffe, Wasser und Salze, zu liefern, und umgekehrt.

Viel komplizierter liegen die Beziehungen im tierischen Organismus. Verdauungssäfte werden in den Darmkanal ergossen, wo sie die aufgenommenen Speisen chemisch verändern und resorbierbar machen; die so entstandenen Nahrungssäfte werden von den Darmwandungen resorbiert und in den Lymph- und Blutstrom übergeführt. Lymphe und Blut zirkulieren in allen Teilen des Körpers, Stoffe aus den Geweben aufnehmend und wieder an sie abgebend. Ihre Zusammensetzung muß sich daher beständig ändern, da die einzelnen Organe: Speicheldrüsen, Leber, Niere, Geschlechtsdrüsen, Muskeln, Gehirn, Knochen, einen sehr verschiedenartigen Stoffwechsel gemäß ihrer verschiedenen Natur haben und hier diese, dort jene Stoffe aufnehmen und abgeben. Die normale Blutbeschaffenheit hängt daher von sehr zahlreichen Organen ab. Störung eines Teiles, wie z. B. der Leber, des Pankreas, der Niere etc., ruft eine andere Blutmischung hervor und beeinflußt dadurch wieder den Stoffwechsel in den verschiedensten anderen Organen.

Durch Einbringung von Arzeneimitteln in den Körper, entweder in den Darmkanal oder direkt in das Blut oder in den Lymphstrom, kann man auf dieses oder jenes Organ, auf dieses oder jenes Gewebe, je nachdem es besondere Affinitäten zu den eingeführten chemischen Stoffen besitzt, unmittelbar eine Wirkung ausüben (Chemotherapie). Narkotika rufen Erscheinungen am Nervensystem hervor, Pilokarpin an den verschiedensten Drüsen, Eisen- und Manganverbindungen in den roten Blutkörperchen, Tuberkulin in den Geweben, wo sich Tuberkelbacillen angesammelt haben.

Eine noch ungleich größere Bedeutung für die Wechselbeziehungen der Elementarteile zueinander läßt DARWIN die Säfte in seiner Theorie der Pangenesis spielen. Um die Erscheinungen der Vererbung zu erklären, läßt er von den Zellen sich kleinste organisierte Teilchen (die Keimchen oder Pangene) ablösen und durch die Säfte zu den Geschlechtsdrüsen geführt und in ihnen aufgespeichert werden. Der Keimchentransport ist indessen eine höchst unwahrscheinliche Hypothese. Da zu ihren Gunsten sich nichts Tatsächliches vorbringen läßt, hat eine allgemeine Physiologie mit ihr überhaupt nicht mehr zu rechnen. Näheres darüber findet sich in meinem Buch: „Das Werden der Organismen" (II. Aufl. 1918) in dem XII. Kapitel, welches über das Problem der Vererbung handelt und auch eine ausführliche Besprechung der Pangenesis von DARWIN und des Keimplasma von WEISMANN bringt.

Digitized

SIEBZEHNTES KAPITEL.

Ueber die Ursachen, durch welche Zellverbände in Gewebe und Organe gesondert werden.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln gesehen haben, daß Pflanzen und Tiere gleichsam Staaten von vielen zu einer höheren Individualität vereinten, artgleichen Zellen sind, gehen wir näher auf die Frage ein: Welche Ursachen bewirken, daß die aus dem Ei durch Teilung entstandenen, zuerst gleichartigen Zellen sich Schritt für Schritt, wie nach einem festgesetzten Plan, in die verschiedenen Gewebe und Organe während der Embryonalentwicklung umwandeln?

Hiermit werfen wir eine der schwierigsten Fragen auf, welche das innerste Wesen des Entwicklungsprozesses betreffen und schon vor Jahrhunderten die Naturforscher in zwei sich befehdende Lager, in die Anhänger der Präformation und der Epigenese, gespalten haben. Auch in unseren Tagen sind vielfache und lebhafte Erörterungen über diesen Gegenstand angestellt worden und haben zu ähnlichen, allerdings durch die Fortschritte der Wissenschaft modifizierten Gegensätzen geführt. Wieder stehen Theorien, die sich mehr in der Gedankenrichtung der älteren Evolutionstheorie bewegen und daher als Neoevolutionismus bezeichnet werden können, solchen gegenüber, welche mehr epigenetische Grundprinzipien enthalten und sie in einer der Neuzeit angepaßten Form durchzuführen versuchen. Als Vertreter der ersten Richtung sind besonders Weismann und Roux zu nennen, Theorien der zweiten Art dagegen sind von Spencer, Nägeli, von mir, von Driesch und anderen entwickelt worden.

Meine Anschauungen habe ich in der ersten Auflage des vorliegenden Buches zusammengefaßt und als

die Theorie der Biogenesis

bezeichnet. — Nach der Biogenesistheorie, welche den Inhalt der nächstfolgenden Kapitel bildet, treten die durch ihre Abstammung artgleichen Zellen, welche sich zu einem organischen System höherer Ordnung verbinden, im Laufe des Entwicklungsprozesses in unzählige, verschiedenartige Beziehungen ein, durch welche sie zu besonderen Aufgaben determiniert und infolgedessen in die einzelnen Gewebe und Organe differenziert werden. Da, wie im ersten Teil schon ausführlicher nachgewiesen wurde, und wie von einem anderen Standpunkt aus noch im Kap. XXVIII etc. gezeigt werden wird, der Zellorganismus eine im allerhöchsten Grade und in verschiedenster Weise reizbare Substanz ist, genügen die geringsten Anstöße, um Veränderungen in ihm hervorzurufen.

Digitized by Google

Die Beziehungen, in welche die Zellen im Laufe der Entwicklung eintreten, lassen sich in zwei Gruppen sondern. Die eine Gruppe umfaßt die verschiedenerlei Beziehungen zur Außenwelt mit ihren zahlreichen Kräften. Wir wollen sie mit Herbert Spencer kurzweg als die äußeren Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses benennen. Die andere nicht minder wichtige, ja für den tierischen Organismus noch viel bedeutsamere Gruppe wird durch die Beziehungen gebildet, in denen sich eine Zelle zu allen übrigen Zellen des Organismus befindet. Die Nachbarzellen sind für die einzelne Zelle in gewissem Sinne ja auch ein Stück Außenwelt, mit der sie auf den im sechzehnten Kapitel besprochenen vier Wegen in ununterbrochenem Verkehr steht. Vom Standpunkt der Zelle aus läßt sich die Außenwelt gewissermaßen in zwei Kreise zerlegen, in einen inneren Kreis, welcher ihren Verkehr mit den übrigen Zellen des übergeordneten Organismus oder ihre nähere und engere Außenwelt umfaßt, und in einen äußeren Kreis, der aus ihren Beziehungen zur übrigen Natur oder zu ihrer entfernteren Außenwelt besteht.

Wenn wir unseren Standpunkt dagegen wechseln und vom Organismus höherer Ordnung selbst ausgehen, so fällt der innere Kreis, den wir eben für die Zelle als ihre nähere Außenwelt unterschieden haben, in den Organismus selbst, gewissermaßen mit in seine Innenwelt hinein. Was für die Zelle äußere Ursachen, sind für den übergeordneten Organismus innere Ursachen oder in der Terminologie von Herbert Spencer: innere Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses.

Es ist klar, daß bei den inneren Faktoren dann wieder zwei wichtige Unterscheidungen zu machen sind. Denn außer den Wechselwirkungen der Zellen aufeinander sind als innere Faktoren auch noch die Eigenschaften oder die Anlagen der Zellen selbst zu nennen, jene Eigenschaften, aus welchen manche Forscher den ganzen Entwicklungsprozeß einzig und allein zu erklären versucht haben. Ich nenne sie die inneren Faktoren im engeren Sinne; sie sind die einzigen sogar, wenn wir uns wieder auf den Standpunkt der Zelle stellen, oder wenn wir unsere Untersuchung mit dem ungeteilten Ei oder dem Anfang der Entwicklung beginnen, wo die Beziehungen der Zellen zueinander oder unsere zweite Kategorie innerer Ursachen im weiteren Sinne ja von selbst wegfallen.

Im folgenden wollen wir an diesen drei Unterscheidungen festhalten und zunächst von allgemeinen Gesichtspunkten aus, dann an speziellen Fällen, gestützt auf Tatsachen und Experimente, untersuchen, wie die Zellen durch die äußeren und inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses (die letzten in weiterem und engerem Sinne genommen) determiniert und in Gewebe und Organe eines übergeordneten Organismus umgewandelt werden.

1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Funktionen und Strukturen an den Zellen. (Spezifische Energie.)

Bei dem Verkehr der Zelle mit ihrer entfernteren und näheren Außenwelt sind zwei Unterscheidungen zu machen. Entweder befindet sich die Zelle in beständig wechselnden, verschiedenartigen oder in konstanten, gleichbleibenden Beziehungen zu ihrer Umgebung. Das Ergebnis

Digitized b

muß in beiden Fällen ein verschiedenes sein. Im ersten Falle erhält die Zelle nach keiner Richtung eine besonders differenzierte Organisation, da sie, um unter den wechselnden Bedingungen zu bestehen, bald in dieser, bald in jener Weise mit Gegenwirkungen antworten muß. Das Protoplasma ist der Urtypus einer derartig organisierten, in einem beständigen labilen Gleichgewicht seiner Teile befindlichen, sich zersetzenden und wieder erzeugenden, im beständigen Wechsel sich erhaltenden Substanz.

Wenn dagegen die Zelle sich unter gleichbleibenden Bedingungen befindet und von einer Reizursache, die das Leben selbst nicht vernichtet, aber häufig und beständig wiederkehrt, getroffen wird, so ist damit die Möglichkeit zur Ausbildung einer bestimmter ausgeprägten Organisation gegeben, die nur für konstant gewordene Verhältnisse einseitig eingerichtet ist.

Auf den gleichen Reiz antwortet die Zelle durch gleichmäßig sich wiederholende Reizwirkungen. Sie ist daher immer in einer bestimmten Richtung tätig oder in Funktion. Von den zahlreichen Funktionen, in die sich die Lebenstätigkeit einer Zelle zerlegen läßt, wird jetzt eine, welche die Reaktion gegen die beständig wirkende äußere Ursache darstellt, vorzugsweise geübt und ausgebildet. So hat jetzt die Zelle durch ihre besondere Art, sich mit der Außenwelt in Verkehr zu setzen, eine Hauptfunktion erhalten, welche für sie ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Zellen geworden ist, die sich unter anderen Verhältnissen befinden und daher anders reagieren.

Nun kann keine Zelle tätig oder in Funktion sein, ohne hierbei irgendwelche Veränderungen in ihrer stofflichen Zusammensetzung zu erfahren, die, wie wir früher gesehen haben, eine außerordentlich komplizierte ist, so daß zahlreiche chemische Prozesse gleichzeitig nebeneinander im Laboratorium der Zelle ablaufen können. Die Veränderungen in ihr müssen in einer bestimmten Richtung erfolgen, wenn die Funktion der Zelle eine bestimmte ist; und sie werden vom Beobachter erkannt werden müssen, wenn die bei den chemischen Prozessen gebildeten spezifischen Produkte sich in dem Protoplasmakörper mit unseren mikroskopischen Hilfsmitteln sichtbar machen lassen. In diesem Falle findet die in einseitiger Richtung vor sich gehende Funktion der Zelle einen wahrnehmbaren Ausdruck auch in der besonderen Art ihrer Organisation oder, wie man gewöhnlich sagt, in einer Struktur, welche für die bestimmte Art ihrer Funktion charakteristisch ist. So hat die Ausbildung des Vermögens der Zelle, sich in einer stets gleichen Richtung energisch zusammenzuziehen, ihren sichtbaren Ausdruck gefunden in der eigentümlichen Struktur der kontraktilen Muskelsubstanz, ihr Vermögen, Reize fortzuleiten, in der Differenzierung der Nervenfibrillen, ihre Reaktion gegen schädigende Reize der Außenwelt in der Absonderung einer Hüllschicht, die aus einer chemisch weniger leicht veränderlichen Substanz besteht.

Wenn zuweilen eine Zelle in ausgeprägter Weise funktioniert, ohne in ihrer Organisation besondere Eigentümlichkeiten aufzuweisen, so ist hieraus weniger zu schließen, daß solche fehlen, als daß sie außerhalb der Grenze unseres Wahrnehmungsvermögens liegen. Funktion und Struktur sind ebenso wie Kraft und Stoff, Seele und Leib, zwei zusammengehörige und sich ergänzende Begriffe. Der eine kann ohne den anderen nicht gedacht werden. Denn eine bestimmte Funktion setzt allemal auch eine bestimmte Struktur oder eine entsprechend organisierte materielle Grundlage voraus, sowie eine bestimmte Struktur auch

Digitized by Google

nur in einer ihr gemäßen Weise funktionieren kann. Somit müssen sich zwischen ursprünglich gleichartigen Zellen eines Aggregates gleichzeitig mit den funktionellen auch strukturelle (resp. stoffliche) Verschiedenheiten ausbilden.

Dieses Verhältnis verdient besonders betont zu werden, da vielfach unklare und unrichtige Auffassungen hierüber geäußert werden. Denn es ist ebenso falsch, zu sagen, wie man zuweilen liest, daß die Funktion eine bestimmte Struktur erzeuge oder die Ursache einer solchen sei, wie es falsch ist, daß erst die Struktur sich bilde und dann die Funktior nachfolge[1]). Daher ist wegen der ihm anhaftenden Unklarheit auch der Ausdruck „Prinzip der funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen“ zu verwerfen. Denn da nichts aus sich selbst entstehen kann, so ist einerseits der Begriff Selbstgestaltung ein irreleitender; andererseits aber ist aus dem oben angegebenen Grunde ebensowenig möglich, von einer Selbstgestaltung durch Funktion zu reden; vielmehr ist das Verhältnis so, daß eine bestimmte Struktur mit einer ihr gemäßen Funktion an einer reizbaren Substanz entsteht, wenn bestimmte, gleichbleibende Ursachen in häufiger Wiederkehr auf sie einwirken. (Von erblichen Ursachen, die erst später ausführlicher erörtert werden, sehen wir an dieser Stelle noch ab.)

Ueberflüssig ist daher auch die jetzt so häufig beliebte Verkoppelung der Worte „Funktion und Struktur“ in den Ausdrücken „funktionelle Struktur“ und „funktionelle Gestalt“. Denn will man damit nur ausdrücken, daß die Besonderheit einer Struktur oder Gestalt sich auch in ihrer Funktion und umgekehrt ausspricht, so sagt man, im Grunde genommen, etwas Selbstverständliches; einen Fehler aber würde man begehen, wenn etwa mit dem Ausdrück angedeutet werden sollte, daß es Strukturen von zweifacher Art gebe, Strukturen und Gestalten „mit“ und „ohne Funktion“, was nicht der Fall ist. Denn die Funktion jedes Dinges hängt mit seiner Struktur und Gestalt untrennbar zusammen. Man kann in der Mechanik keinen Keil als eine Kugel und keine Kugel als einen Keil verwenden: wenn daher ein Stück Holz als

1) Das sechzehnte Kapitel seiner Prinzipien der Biologie beginnt HERBERT SPENCER mit der Frage: „Ist die Struktur die Ursache der Funktion oder die Funktion die Ursache der Struktur? — Das ist eine Frage, über welche viel hin und hergestritten worden ist.“ SPENCER „hält es nicht für leicht, die Frage zu beantworten, da wir gewöhnlich beide (Struktur und Funktion) so innig miteinander verbunden finden, daß keines ohne das andere möglich zu sein scheint; und allgemein scheinen sie auch gleichzeitig zuzunehmen und abzunehmen.“

Nach meiner Meinung ist die aufgeworfene Frage einfach dahin zu beantworten, daß weder die eine noch die andere der beiden gestellten Alternativen das Richtige trifft. Denn weder ist die Struktur die Ursache der Funktion, noch die Funktion die Ursache der Struktur. Vielmehr sind Struktur und Funktion zusammengehörige und sich ergänzende Begriffe, wie Stoff und Kraft, von denen auch der eine ohne den andern nicht gedacht und der eine nicht die Ursache des andern sein kann. Wie jeder Veränderung des Stoffes notwendigerweise stets auch eine Veränderung seiner Kraft entspricht, so muß jeder Veränderung in einer Struktur auch eine Veränderung in der Funktion parallel gehen. Wie eine gegebene Stoffeinheit mit ihrer Kraft, so kann sich eine bestimmte Struktur mit der ihr entsprechenden Funktion nur durch Einwirkung von außen, durch äußere Ursachen verändern. Ganz richtig bemerkt auch H. SPENCER an anderer Stelle (p. 182), „es müsse notwendig ein vollständiger Parallelismus zwischen der Entwicklung der Struktur und der Entwicklung der Funktion bestehen. Wenn die Struktur von dem Einfachen und Allgemeinen zum Komplizierten und Besonderen fortschreitet, so müsse für die Funktion dasselbe gelten.“ Dieselben Einwürfe sind zu erheben, wenn JUL. WOLFF „die Funktion als das einzig und allein formbildende Element“ bezeichnet.

Keil oder als Kugel dienen soll, so muß man ihm selbstverständlicherweise die der beabsichtigten Gebrauchsweise zweckentsprechende Form geben.

In diesen Bemerkungen liegt kein Widerspruch zu der Tatsache, daß eine Struktur nicht zu funktionieren braucht oder überhaupt der Möglichkeit zu funktionieren vorübergehend oder dauernd beraubt sein kann, z. B. wenn ein Muskel oder Nerv ruht, oder wenn er durch Zerstörung seines Zusammenhangs mit den zu ihm gehörigen Teilen außer Funktion gesetzt ist. Denn auch in diesem Falle behält der Muskel oder Nerv, solange seine Struktur noch bestehen bleibt, eine für Kontraktion und für Reizleitung eingerichtete und keine andere Struktur. Erst in dem Maße, als sie durch Inaktivitätsatrophie zugrunde geht, hört auch die Möglichkeit auf, als Muskel- und Nervenfaser zu funktionieren.

Bei der Erörterung des Verhältnisses, in welchem Struktur und Funktion zueinander stehen, ist wohl der geeignetste Ort, auch auf den in der Physiologie häufiger gebrauchten Ausdruck der spezifischen Energie näher einzugehen. Bekanntlich hat ihn zuerst Johannes Müller für das Verhalten der Sinnesnerven eingeführt und damit die eigentümliche Art bezeichnet, wie ein Sinnesnerv reagiert, wenn er in verschiedener Weise gereizt wird.

Ein Sehnerv antwortet immer nur mit Lichtempfindung, mag die Netzhaut in normaler Weise von Lichtstrahlen getroffen oder mag der Stumpf des Sehnerven nach Entfernung des Augapfels auf elektrischem, chemischem oder mechanischem Wege direkt gereizt werden. Der Hörnerv vermittelt nur Gehörsempfindungen, auch dann, wenn er durch entzündliche Prozesse im Labyrinth in Mitleidenschaft gezogen wird.

Es läßt sich dieses Verhalten der Sinnesnerven daraus erklären, daß sie zwischen eigenartig konstruierte, periphere und zentrale Endapparate, zwischen das Sinnesorgan und das im nervösen Zentralorgan gelegene „Erfolgsorgan" eingeschaltet sind. Da das mit der Netzhaut verknüpfte Zentralorgan immer nur Lichtreize zugeführt erhält und auf sie mit einer Gegenwirkung antwortet, die von uns als Licht empfunden wird, hat es auch eine spezifische Organisation in der oben angeführten Weise gewonnen; auf Grund derselben muß auch bei Erregung der Sehnervenfaser durch anders geartete Reize wieder die Empfindung von Licht wachgerufen werden, wie die Muskelfaser auf jeden Reiz vermöge ihrer Struktur nur mit einer Zusammenziehung und nicht anders antworten kann. Spezifische Energie ist daher ebenfalls ein Anzeichen für spezifische Organisation auch von solchen Teilen, an denen wir sie zu erkennen nicht in der Lage sind.

Einem gleichen Ideengang folgend, hat Sachs dem Ausdruck „spezifische Energie" in der Pflanzenphysiologie eine allgemeine Fassung gegeben, indem er reizbare Pflanzenorgane mit spezifischen Energien, wie die Sinnesorgane der Tiere, ausgestattet sein läßt. Sachs versteht darunter „im Grunde nichts anderes als den durch die Struktur der Organe vermittelten Verkehr derselben mit der Außenwelt".

Der Ausdruck „spezifische Energie" besagt daher so viel als besondere Funktion auf Grund besonderer Struktur. **In diesem Sinne sind alle Organe und Gewebe vermöge der ihnen eigentümlichen Organisation und Struktur mit ihren besonderen, nur ihnen eigenen Energien ausgestattet, mit welchen sie im Organismus wirken und durch welche sie mit der Außenwelt in Verkehr treten.**

Digitized by Google

2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Funktion und Struktur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung.)

Unser oben aufgestelltes erstes Gesetz, daß eine Zelle, um eine besondere Funktion (spezifische Energie) und Struktur zu erwerben, unter konstante und gleichbleibende Beziehungen zu ihrer Umgebung geraten und gleichförmigen, sich häufig wiederholenden Einwirkungen ausgesetzt sein muß, bedarf noch eines wichtigen Zusatzes. Es läßt sich nämlich zeigen, daß äußere Einwirkungen in einem Verband von Zellen viel intensivere und verschiedenartigere Veränderungen hervorrufen, als wenn sie nur eine vereinzelte, für sich lebende Zelle treffen. Denn diese kann sich nicht in dem Maße, wie es in einem Zellenverband möglich ist, in einer Richtung einseitig entwickeln; muß sie doch gleichzeitig zahlreiche verschiedene Funktionen, soweit sie für die Erhaltung ihres Lebens notwendig sind, auszuüben imstande sein; sie muß sich demnach die hierfür eingerichtete, gewissermaßen labile Organisation bewahren. Die Beziehungen, in welche sie überhaupt zur Außenwelt treten kann, sind hierdurch eingeschränkt. Denn sie kann nur solche Veränderungen eingehen und nur solche Strukturen ausbilden, welche mit dem Bestand ihrer übrigen Funktionen und ihrer damit zusammenhängenden Organisation verträglich sind.

Um ein Beispiel anzuführen, so darf eine einzelne Pflanzenzelle ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren, da ohne seinen Besitz pflanzliches Protoplasma nicht die zum Leben, zum Wachsen und zur Fortpflanzung nötigen Stoffe bilden kann; sie muß daher unter Einflüssen der Außenwelt, die zur Rückbildung des Chlorophyllapparates führen, zugrunde gehen. In vielzelligen Pflanzen dagegen sehen wir die Zellen im Inneren der Zweige und in den Wurzeln das Chlorophyll ohne Schaden verlieren.

Oder nehmen wir Beispiele vom tierischen Gebiet. Eine einzellebende Zelle wird niemals wie eine Oberhautzelle ihren ganzen Körper in Hornsubstanz oder wie eine Muskelfaser in kontraktile Substanz umwandeln können, weil solche einseitige Ausbildung ohne Verkümmerung ihrer übrigen Funktionen und ohne Schädigung ihrer zum Leben erforderlichen Gesamtorganisation nicht möglich ist. Sie muß sich daher bei allen Gegenwirkungen gegen die Einflüsse der Außenwelt und bei allen Veränderungen, die sie erfährt, doch stets in einem Gleichgewicht aller dem Leben dienenden Funktionen erhalten. Hierin liegt der einfache Grund, warum sich bei isoliert lebenden Zellen niemals eine Funktion zur Hauptfunktion in der extremen Weise entwickeln kann, wie es bei Pflanzen und Tieren in vielen Geweben (Muskel-, Nerven-, Drüsenzellen etc.) geschieht. Daher sind im Reiche der Einzelligen auch charakteristische Strukturen, die spezifischen Zwecken dienen, wie Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Stützsubstanzen, höchstens in schwachen Anfängen vorhanden.

Wodurch gewinnt nun aber die einzelne Zelle durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu so weitgehenden Metamorphosen, die sonst überhaupt nicht eintreten können?

Die Beantwortung dieser Frage führt uns auf das

„Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung".

Das zum Verständnis der organischen Entwicklung außerordentlich wichtige Gesetz ist von Milne Edwards aufgestellt, von Bronn und

Ernst Haeckel weiter durchgeführt, namentlich aber von Herbert Spencer in philosophisch-kritischer Weise am ausführlichsten bearbeitet worden.

Milne Edwards hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß bei der Entwicklung der Organismen, bei der Sonderung des Körpers in Organe und Gewebe sich analoge Prozesse vollziehen wie bei der Entwicklung der menschlichen Gesellschaft, in welcher mit zunehmender Kultur die soziale Arbeitsleistung eine immer größere und vollkommenere, zugleich aber auch die mannigfaltige Arbeit in sehr verschiedener Weise auf die einzelnen Individuen verteilt wird. Daher der Name „Arbeitsteilung", welcher von der menschlichen Gesellschaft auf die analogen Erscheinungen im Organismenreich übertragen worden ist.

a) Die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobjekt.

Da die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft zur Erläuterung des Prozesses, mit dem wir es hier zu tun haben, besonders geeignet ist, wollen wir zuerst ihr Wesen kurz auseinandersetzen.

Als isoliertes Wesen nach Art eines Robinson muß der Mensch in seinem Verkehr mit der Natur durch Ausübung der verschiedensten Tätigkeiten für alle Bedürfnisse des Lebens selbst sorgen, muß sich aus eigener Kraft in dieser oder jener Weise Nahrung, Kleidung und Schutz verschaffen. Er gleicht einer einzeln lebenden Zelle, die auch, um erhaltungsfähig zu bleiben, stets nach vielen Richtungen funktionieren muß.

Aus diesem niederen, tierähnlichen Zustand hat sich der Mensch zu höheren Stufen der Kultur erst als Glied einer menschlichen Gemeinschaft erheben können. Durch den Verband mit anderen wachsen ihm gewissermaßen neue Fähigkeiten zu, werden seine Anlagen zu viel größerer Vollkommenheit in überraschender Weise entwickelt. Denn besser als es der einzelne vermag, kann eine soziale Gemeinschaft die Natur zu ihrem Vorteil ausnutzen. Auf Grund der in ihr sich ausbildenden Gegenseitigkeit wird jetzt der einzelne in die Lage versetzt, seine Arbeitskraft in einer bestimmten Richtung, wie es zuvor nicht möglich war, zu konzentrieren und durch die häufige Ausübung derselben Tätigkeit eine größere Fertigkeit in ihr zu erlangen; er kann so ohne größere Mühe in einer Richtung mehr und vollkommenere Arbeit leisten, von dem für ihn daraus erwachsenden Ueberschuß an andere abgeben und von ihnen dafür Gegenwerte in anderer, von ihm selbst nicht verrichteter Arbeit entgegennehmen.

Je mehr die Arbeitsteilung in verschiedenen Richtungen Platz greift, und je mehr sich ein innigeres, auf sie basiertes Gegenseitigkeitsverhältnis der einzelnen untereinander entwickelt, um so mehr wird die Lebenshaltung innerhalb der ganzen Gemeinschaft auf eine höhere Stufe gehoben; ein um so höherer Grad von Kultur wird erreicht.

Zur Entwicklung einer Arbeitsteilung in größerem Umfang ist indessen noch erforderlich, daß die menschliche Gemeinschaft nach dem von uns oben aufgestellten ersten Gesetz (p. 518) zu der umgebenden Natur in festere und gleichbleibende Beziehungen tritt. Denn erst in dieser Weise kann die Außenwelt auf die einzelnen Glieder der Gemeinschaft die verschiedenen, differenzierenden Wirkungen ausüben, wie dies schon früher für die Zelle nachgewiesen wurde.

Bei einem Nomaden- und Jägervolk, das seinen Wohnplatz häufig ändert und sich dadurch in immer wechselnden Beziehungen zur um-

Digitized by Google

gebenden Natur befindet, ist keine Gelegenheit zu einer tiefer greifenden Arbeitsteilung gegeben. Eine solche bildet sich dagegen Schritt für Schritt aus, sowie ein Volksstamm seßhaft geworden ist und anfängt die verschiedenartigen Gelegenheiten, welche ihm die umgebende Natur mit ihren reichen Schätzen darbietet, zum Nahrungserwerb und zur Lebenserhaltung auszunutzen. Je nach dem Orte seiner Ansiedlung beginnt der eine den Boden zu kultuvieren, um von ihm mehr Früchte zu beziehen, der andere treibt Tierzucht, ein Dritter, am Fluß- oder Seeufer angesiedelt, übt Fischfang, ein Vierter die Jagd. Bald tritt der Stand der Händler hinzu, um die Früchte der Kulturarbeit zwischen den einzelnen, über ein größeres Landgebiet zerstreuten Genossen eines Stammes auszutauschen. Mit der Entwicklung des Handels bilden sich allmählich auch Handelsplätze und Märkte, Handelswege und Mittel des Transportes aus. Der Kahn des Fischers wird zum Schiff, das den Handel auch auf größere Entfernungen vermittelt und fremdartige, durch Umtausch erworbene Produkte von weither dem Markte zuführt.

Durch Anpassung an die verschiedenen Erwerbsgelegenheiten, die ein Land darbietet, hat sich die menschliche Gesellschaft schon auf frühen Stufen der Kultur in Ackerbauer, Viehzüchter, in Fischer, Händler, Seefahrer etc., in Land- und Stadtbewohner gegliedert. Mit der Teilung der Arbeit ist die größere Ausnutzung der Schätze der umgebenden Natur ermöglicht, durch den Austausch der Arbeitsprodukte ein Glied der Gesellschaft vom anderen abhängig, zugleich aber auch die Lebenshaltung, die Art, sich zu ernähren, zu kleiden und zu wohnen, auf eine höhere Stufe gehoben worden. Ferner hat sich an Stelle der Gleichartigkeit einer Nomadenbevölkerung eine verschiedenartige Struktur in der Gesellschaft ausgebildet, indem der Ackerbauer, der Viehzüchter, Jäger, Fischer, Händler, Seefahrer etc. sich durch ihre besonderen Lebensgewohnheiten, Fertigkeiten und Charaktereigentümlichkeiten unterscheiden.

In manchen Fällen scheint der Prozeß, der aus einer Vielheit gleichartiger Teile Ungleichartiges schafft, wenn er einmal eingeleitet ist, unaufhaltsam fortzuschreiten und zu immer neuen Komplikationen zu führen. Wie jeder weiß, hat im Laufe der Kulturentwicklung die Arbeitsteilung und die mit ihr verbundene Differenzierung der menschlichen Gesellschaft in den Kulturstaaten eine ganz wunderbare Ausdehnung und Höhe, wenn auch noch lange nicht ihren Abschluß erreicht. Immer neue Schätze lernt der Mensch der Natur abgewinnen, und jede derartige neue Beziehung, die zur Außenwelt geknüpft wird, ist ein Mittel zu neuer Arbeitsteilung und Differenzierung und zu weiteren Kulturfortschritten.

Wenn in einer Gegend ein ergiebiges Kohlenlager oder Eisenerze oder Gänge von edlen Metallen entdeckt werden, so beginnen ausgedehnte Schichten der Bevölkerung, wie in Schlesien und Westfalen, sich dem Bergbau, der Eisengewinnung und Maschinenfabrikation zuzuwenden. Jährlich rufen neue Entdeckungen auf dem Felde der Naturwissenschaften bald diese, bald jene Industrie mit neuen besonderen Arbeitsweisen, chemische, elektrotechnische Fabriken etc. ins Leben.

b) Die Arbeitsteilung im Zellenstaat.

Wir sind jetzt in der Lage, die Frage, die wir am Eingang dieser Betrachtung aufwarfen, zu beantworten: Warum die einzelne Zelle erst durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu Metamorphosen ge-

Digitized by

winnt, die an ihr nicht oder wenigstens nicht in gleichem Maße eintreten können, solange sie ein isoliertes Lebewesen bleibt. Die Erklärung bietet uns auch hier das Gesetz der Arbeitsteilung, welches in einer Gemeinschaft von Zellen sich in ähnlicher Weise geltend macht wie in einer menschlichen Gemeinschaft und ähnliche Erscheinungen, wie in dieser hervorruft.

Auch die Zellen treten gewissermaßen in einen Tauschverkehr miteinander: sie können in einseitiger Weise besondere Verrichtungen ausführen, aus denen auch die anderen Teile der Gemeinschaft Nutzen ziehen, wofür sie wieder durch Leistungen der übrigen Zellen in dieser und jener Weise gleichsam entschädigt werden. Denn vermittels der anatomisch-physiologischen Grundlagen, die im sechzehnten Kapitel erörtert wurden, übt jede Zelle in der Gemeinschaft auf die anderen bald stärker, bald schwächer, bald in dieser, bald in jener Weise je nach Lage und Entfernung Wirkungen aus.

Als Teile einer höheren Lebenseinheit können sich die Zellen in ihren Funktionen ergänzen, indem die eine Zelle eine Funktion mitübernimmt, welche bei einer anderen verkümmert ist. Infolge dieser Wechselbeziehungen können sich jetzt auch differenzierende Wirkungen der Umgebung an einzelnen Zellen und Zellengruppen geltend machen, die nicht möglich wären, wenn die Zelle zur Erhaltung ihres Lebens in der vielseitigen Weise wie ein isoliertes Lebewesen funktionieren müßte. Auch die Zelle wird erst als Glied einer Gemeinschaft in die Lage versetzt, unter den Einflüssen der Außenwelt sich in einer Hauptrichtung einseitig zu entwickeln, eine Hauptfunktion oft bis zum Extrem nebst einer ihr entsprechenden, spezifischen Struktur auszubilden, unter teilweiser Verkümmerung anderer zum Leben erforderlicher Funktionen, für deren Ausfall dann Ersatz durch andere Zellen geschaffen wird.

Für diese wichtige Wahrheit bietet uns die Pflanzenzelle mit ihrem Chlorophyllapparat ein sehr lehrreiches und leicht verständliches Beispiel, das schon oben (p. 522) kurz erwähnt wurde und jetzt noch weiter ausgeführt werden soll. Für die Ernährung einer Pflanze ist es unbedingt notwendig, daß sie Chlorophyll besitzt, und zwar in einer Lage, in welcher es vom Licht getroffen werden kann. Denn nur unter diesen Bedingungen kann die Pflanzenzelle die Kohlensäure der Luft zersetzen und zum Aufbau von Kohlenhydraten verwenden. Eine einzellige Pflanze darf daher, wenn wir von einigen Gruppen mit eigenartigem Stoffwechsel absehen, ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren und kann nur unter Bedingungen existieren, unter denen er funktionieren kann, wozu der Einfluß des Lichtes gehört. In einer Zellengemeinschaft dagegen kann ein Teil der Zellen ohne Schaden das Chlorophyll entbehren, wenn nur ein anderer Teil es behält und für die Ernährung des ersten durch fertig gebildete Kohlenhydrate sorgt. Die von Chlorophyll frei gewordenen Zellen können daher auch unter Bedingungen leben, wo das Licht fehlt, und wo die einzelne Pflanzenzelle absterben muß. Bei den meisten höheren Pflanzen ist denn auch als Folge äußerer Einwirkungen eine Sonderung in chlorophyllhaltige und chlorophyllfreie Zellen erfolgt, indem ein Teil von ihnen in Lagen gekommen ist, wo er nicht mehr vom Sonnenlicht getroffen werden kann.

Auf diese Weise lassen sich als das Resultat einer durch äußere Einwirkungen hervorgerufenen Arbeitsteilung zwei tief eingreifende und wichtige Sonderungsprozesse verstehen, die bei den meisten Pflanzen während ihrer Entwicklung eintreten. Der eine Prozeß ist die Sonderung

Digitized by Google

in oberirdische, grüne und in unterirdische, chlorophylfreie Organe. Wurzeln haben in den Erdboden eindringen und unter Verlust des Chlorophylls im Dunkeln existieren können, weil sie mit den Nahrungsstoffen, die sie selbst zu bilden außerstande sind, von den oberirdischen, grünen Zellen versorgt werden. Aber auch diese werden wegen ihrer räumlichen Trennung vom Boden, um gedeihen zu können, wieder in anderer Beziehung auf die Wurzelzellen angewiesen, von welchen sie Wasser und Salze zugeführt erhalten.

Der zweite Gegensatz hat sich an oberirdischen Pflanzenorganen, überall da, wo sie eine beträchtlichere Dicke erreichen, aus gleichen Ursachen wie oben ausgebildet. Nur an der Oberfläche sind die Zellen, soweit als der Lichtstrahl mit einer gewissen Stärke noch in die Tiefe wirken kann, grün geblieben, im Inneren des Stammes und dickerer Aeste dagegen haben sie wieder ihr Chlorophyll verloren und müssen daher von den ersteren miternährt werden. Selbst an den Blättern, welche doch dem Assimilationsprozeß in allererster Linie dienen, tritt der durch das Licht direkt veranlaßte histologische Gegensatz zwischen Aeußerem und Innerem auf, wenn sie eine erheblichere Dicke erreichen, wie bei den Sedumarten. Nur bis zu einer gewissen Tiefe sind die Zellen des Blattes grün, werden dann immer chlorophyllärmer und schließlich wie in den Wurzeln ganz farblos, da in das Innere des Blattes das Licht nur sehr stark abgeschwächt eindringt.

Noch in vielen anderen Beziehungen gestattet der Prozeß der Arbeitsteilung und der mit ihr zusammenhängenden Differenzierung, Parallelen zwischen der Organisation der menschlichen Gesellschaft und der Zellengemeinschaften zu ziehen. Wie in den am meisten vorgeschrittenen Kulturstaaten die Arbeitsteilung schließlich eine unendlich mannigfaltige und kaum noch zu übersehende geworden ist und trotzdem noch weiterer Komplikationen fähig ist, so hat sie auch im Körper der höheren Tiere eine ganz erstaunliche Verschiedenartigkeit von Funktionen hervorgerufen.

Manche Zellen sind besonders reizempfindlich geworden, entweder gegen Licht, oder gegen Schall, oder gegen mechanische Berührung, oder gegen Wärme, oder gegen chemische Stoffe in gasförmigem und in flüssigem Zustande. Andere zeichnen sich durch das Vermögen aus, ihre Form durch Zusammenziehung zu verändern. Wieder andere scheiden Verdauungssäfte entweder dieser oder jener Art ab, Säfte zur Verdauung von Kohlenhydraten, von Eiweißkörpern oder von Fett; andere dienen zum Schutz, andere zur Stütze, wieder andere zum Transport der Nahrungssäfte, andere zur Fortpflanzung etc.

Ferner haben die einzelnen Zellen und Zellengruppen nach unserem oben (p. 519) aufgestellten Prinzip, entsprechend der Sonderung ihrer Funktionen, auch entsprechende Strukturen erhalten, durch welche sie die besondere Arbeit verrichten, und welche wir daher als ihre besonderen Arbeitsmittel bezeichnen können. Die Arbeitsteilung hat somit zur Differenzierung in verschiedene Arten von Sinnes- und Nervenzellen, in Muskelzellen, in Drüsenzellen, welche wieder Speichel-, Schleim-, Leber-, Pankreas-, Talg-, Milch-, Nierenzellen etc. sein können, in Zellen der zahlreichen Stützsubstanzen (Gallerte, Knorpel, Knochen), in Gefäßzellen, Fortpflanzungszellen etc. geführt. Meist liegen gleichfunktionierende Zellen im Körper in Gruppen beisammen, wie Menschen gleicher Arbeitsrichtung zu Ständen und Berufsgenossenschaften verbunden sind. Wir bezeichnen dann solche als ein Gewebe (Partes

similares). In diesem Sinne sprechen wir von einem Muskel-, Nerven-, Binde-, Epithelgewebe etc.

Auch der Mensch bildet sich gleich der Zelle bei dem Prozeß der Arbeitsteilung seine besonderen Arbeitsmittel und Werkzeuge, freilich zum Teil in einer prinzipiell anderen Weise. Während die Zelle in und aus ihrer eigenen Leibessubstanz sich für besondere Arbeitszwecke geeignete Strukturen schafft, Muskel- und Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern und die chemisch verschiedenen Arten der Stützsubstanzen etc., erwirbt zwar auch der Mensch sich besondere, für eine Arbeitsleistung erforderliche Fertigkeiten; die eigentlichen Arbeitsmaschinen und Werkzeuge aber lernt er der äußeren Natur abgewinnen, indem er sie sich aus Eisen und Glas und anderen unorganischen Stoffen oder aus Holz und anderen Mitteln, welche ihm auch die organische Natur liefert, künstlich herstellt. Telegraphen- und Telephondrähte werden zu den Nerven des gesellschaftlichen Organismus, welche alle Teile desselben auf weiteste Entfernungen hin in unmittelbaren und raschen Zusammenhang bringen. Den Saftbahnen der Pflanzen und den Blutgefäßen der Tiere entsprechend, bildet er sich seine besonderen Transportwege für den Nahrungs- und Güteraustausch aus, schiffbare Kanäle, Fahrwege, Dampf- und elektrische Bahnen. Zahllos sind die Maschinen, Werkzeuge und Instrumente, welche zur Ausführung besonderer Funktionen der Gesellschaft dienen, zur fabrikmäßigen Erzeugung unzähliger Gebrauchsartikel, als Waffen zum Schutz, als Hilfsmittel systematischer wissenschaftlicher Durchforschung der Natur.

3. Drittes Gesetz. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzierung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Teil einer übergeordneten Lebenseinheit. (Gesetz der physiologischen Integration.)

Bei der Besprechung des Gesetzes der physiologischen Arbeitsteilung haben wir zum Schluß noch auf ein sehr wichtiges Verhältnis einzugehen, welches Herbert Spencer als die physiologische Integration bezeichnet. In demselben Maße nämlich, als in einer Lebensgemeinschaft ein Teil eine besondere Leistung übernimmt und dementsprechend differenziert wird, tritt er in immer größere Abhängigkeit zu den anderen Teilen und zum Ganzen; er wird diesem subordiniert oder integriert; d. h. er wird als zugehöriger Teil in ein höheres Ganzes, in einen Organismus höherer Ordnung eingefügt und verliert dadurch in demselben Maße seine Selbständigkeit und unabhängige Existenzfähigkeit.

Der Prozeß der Arbeitsteilung, der zur Sonderung der Funktionen führt, findet so seine naturgemäße und notwendige Ergänzung in dem entgegengesetzten und ebenso wichtigen Prozeß der Integration, durch welche wieder die differenzierten und gesonderten Teile zu einer untrennbaren höheren und vollkommeneren Lebenseinheit zusammengefaßt werden. (Kurz berührt wurde dieser Gesichtspunkt schon im XIV. Kapitel p. 480 bei Besprechung der Zellentheorie und der Zurückweisung der „Bausteintheorie".)

Auch in dieser Beziehung bietet sich uns eine lehrreiche Parallele zwischen den Erscheinungen der menschlichen Gesellschaft und eines Zellenstaates dar. In wie hohem Maße ist jeder einzelne von uns in seiner Lebenshaltung von dem Mitwirken unzähliger Personen und von der gedeihlichen Entwicklung des ganzen Staatengebildes abhängig, in seiner Ernährung, seiner persönlichen Sicherheit, in seiner Ausbildung,

Digitized by Google

seiner Berufstätigkeit? Wie werden ihm Störungen, die irgendwo im sozialen Organismus eintreten, eine Handelskrise, eine Arbeitseinstellung, eine größere Verkehrshemmung, soziale und politische Streitfälle, in irgendeiner Beziehung fühlbar? „Während auf der frühesten Stufe gesellschaftlicher Entwicklung", bemerkt HERBERT SPENCER, „sich jede kleine Gruppe der Bevölkerung, ja oft jede einzelne Familie ihre eigenen Lebensbedürfnisse verschaffte, existiert jetzt für jedes Lebensbedürfnis und für jeden Luxusgegenstand ein verwickelter Apparat von Groß- und Kleinhändlern, welcher durch seine verzweigten Kanäle die Gegenstände in den Bereich aller bringt. Während jeder einzelne Bürger ein Geschäft treibt, welches keineswegs unmittelbar auf die Befriedigung seiner persönlichen Bedürfnisse abzielt, werden doch diese persönlichen Bedürfnisse befriedigt durch eine allgemeine Tätigkeit, welche von allen Seiten her die erforderlichen Dinge für ihn und seine Mitglieder herbeischafft, — eine Tätigkeit, welche ihre eigentümlichen Obliegenheiten nicht auch nur für wenige Tage außer acht lassen könnte, ohne sich selbst und die Tätigkeit der meisten anderen Menschen in Frage zu stellen."

So ist bei genauerer Prüfung im Kulturstaat der einzelne trotz seiner scheinbaren Freiheit und eines eingebildeten Gefühls der Unabhängigkeit in Wirklichkeit zu einem sehr abhängigen Glied eines übergeordneten, sozialen Organismus geworden.

In derselben Weise bildet sich im Zellenstaat, dem Grad der physiologischen Arbeitsteilung entsprechend, ein geringerer oder höherer Grad von Integration aus. Bei niederen Pflanzen und Tieren, z. B. bei Moosen und Hydroidpolypen, bei welchen die Zellen in geringerem Maße in Gewebe und Organe gesondert sind, ist die Abhängigkeit der einzelnen Teile eine entsprechend geringere. Es können daher diese Organismen in Stücke zerlegt werden, von denen jedes auch selbständig weiterzuleben und aus sich das Ganze zu regenerieren vermag.

Je mehr aber, wie bei den höheren Tieren, eine unendlich komplizierte Arbeitsteilung, eine Sonderung in viele, sich gegenseitig ergänzende und bedingende Gewebe und Organe eingetreten ist, um so mehr wird jeder Teil dem Ganzen untergeordnet und verliert die Möglichkeit, sich selbst zu erhalten, sowie er vom Ganzen abgetrennt wird. In diesem Fall ist die Selbständigkeit der Zellen als Elementarorganismen so aufgehoben, daß sie nur noch als untergeordnete und in Abhängigkeit vom Ganzen funktionierende Teile erscheinen. In ihrer Determination sind sie zu einseitig wirkenden Werkzeugen geworden, die dem höheren Organismus nur in einer durch ihre Struktur bestimmten Weise dienen und auf äußere und innere Reize jedesmal nur mit ihrer spezifischen Energie antworten. Eine Knochen- und Knorpelzelle kann nur als Stütze dem Ganzen dienen; eine Drüsenzelle reagiert auf die verschiedensten Reize, die sie treffen, durch Absonderung eines Sekretes, welches durch ihre besondere stoffliche Organisation bestimmt wird, ebenso die Muskelzelle durch Kontraktion, die Nervenzelle durch Uebertragung von Reizen.

Infolge der Integration, welche sich allmählich während der Entwicklung immer fester ausbildet, wird die Tätigkeit der Zellen durch Gesetze, die im Bau des Gesamtorganismus liegen, unabänderlich und ohne Frage festgelegt. Denn was geht im Organismus vor, wenn z. B. ein Reiz die Netzhaut trifft und momentan eine energische Bewegung veranlaßt? Es wird der Reiz nach Regeln, die von vornherein feststehen, in unzähligen Nervenfibrillen zum Zentralorgan und von diesem

Digitized by

weiter zu Tausenden von Muskelfasern fortgepflanzt, die sich sofort auf den Reiz verkürzen und ihrerseits wieder ein Bündel von Sehnenfasern in Spannung versetzen, durch welche dann der Zug wieder auf die Knochensubstanz übertragen wird. Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, Sehnenfasern, Knochensubstanz sind vom Protoplasma zu besonderen Arbeitsleistungen gebildete Strukturteile. An ihnen spielt sich der durch den Reiz der Retina veranlaßte Prozeß ab. Dagegen sind, wenn wir von den Ganglienzellengruppen absehen, die Hunderttausende von Zellen, die als Kerne der Schwannschen Scheide den Nervenfibrillen anliegen, oder als Muskelkörperchen in die Primitivbündel, oder als Sehnenkörperchen zwischen die Bindegewebsfasern, oder als Knochenkörperchen in die Knochensubstanz eingelagert sind, nicht unmittelbar in irgendeiner Weise dabei beteiligt. Offenbar hat hier die einzelne Zelle auf den durch den Reiz hervorgerufenen Enderfolg gar keinen Einfluß; denn dieser hängt lediglich ab von der bereits vorhandenen und zur Aktion bereiten, gesetzmäßigen Anordnungsweise von Strukturteilen, welche in der Entwicklung des ganzen Organismus begründet ist, und welche auch in ihrem leistungsfähigen Zustand vom Ganzen aus erhalten wird.

Natürlich ist hiermit nicht gesagt, daß die Kerne der Schwannschen Scheide, die Muskel-, Sehnen- und Knochenkörperchen für die zu ihnen gehörigen Protoplasmaprodukte etwas Ueberflüssiges seien. Vielmehr erhalten sie durch die nutritiven Prozesse, die sich in ihnen abspielen, die einzelnen Stücke des komplizierten Apparates in leistungsfähigem Zustand, indem sie durch das zu ihnen gehörige Protoplasma die Nerven-, die Muskel-, die Sehnenfibrillen und Knochensubstanz ernähren und, wo es erforderlich ist, auch bei veränderten Verhältnissen in entsprechender Weise gewissermaßen umbauen.

Der vorstehende Gedankengang läßt sich in anderer Weise auch so ausdrücken: Der durch den Reiz der Retina hervorgerufene Enderfolg ist nicht durch einen Kompromiß der unzähligen dabei beteiligten Zellindividuen zustande gekommen, sondern erklärt sich aus allgemeinen Gesetzen, die auf der ganzen Einrichtung des Organismus beruhen, dessen integrierte Teile die aufbauenden Zellen geworden sind. Somit treten in dem höchst differenzierten Organismus bei physiologischen Untersuchungen die Zellen den Eigenschaften des Ganzen gegenüber mehr in den Hintergrund, während man bei morphologischen Untersuchungen mehr geneigt ist, sie als die Elementarorganismen, durch deren Zusammenordnung der zusammengesetztere Organismus erst zustande gekommen ist, in den Mittelpunkt jeder Betrachtung zu stellen.

In welcher Weise die Zellen durch die Vergesellschaftung mit anderen ihresgleichen von den Bedingungen und Gesetzen abhängig werden, die sich im Zellenstaat allmählich ausgebildet haben, sei noch an einigen wenigen Beispielen veranschaulicht, die ich aus einer großen Menge anderer herausgreife.

Im tierischen Körper beziehen Milliarden von Zellen die zur Erhaltung des Lebens erforderlichen Nahrungsstoffe nicht mehr direkt von der Außenwelt, sondern durch Vermittlung einer zentralen Ernährungsanstalt, die allmählich nach dem Prinzip der Arbeitsteilung und Differenzierung im Zellenstaat entstanden ist. Im Magen und Darmkanal werden die von außen bezogenen, im Mund zerkleinerten Nährmaterialien in komplizierter Weise chemisch verarbeitet. Durch die Sekrete verschiedener Drüsen werden Kohlenhydrate, Fette und Eiweißkörper in geeignete Lösungen übergeführt und für die Darmwandungen auf-

Digitized by Google

saugbar gemacht. Eine konzentrierte Nährflüssigkeit, zusammengesetzt aus allen zur Erhaltung der Zellen erforderlichen Materialien, wird so von einer Zentralstelle aus geschaffen. Hierdurch wird auch den abseits von ihr gelegenen, mit anderen Funktionen betrauten Zellen die Befriedigung ihres Nahrungsbedürfnisses so sehr erleichtert und vereinfacht, daß sie nur noch den zum unmittelbaren Gebrauch fertig gestellten Nahrungssaft von der Zentralstelle aus zu beziehen brauchen. Auch hierfür sind im Zellenstaat nach dem Gesetz der Arbeitsteilung besondere Vorkehrungen entwickelt worden. Um vom Darmkanal aus den Nahrungssaft an jede Verbrauchsstelle sofort und in raschester Weise zu schaffen, sind besondere Kanäle von größerem und kleinerem Kaliber, die Blut- und Lymphgefäße, entstanden. Sie nehmen durch den Prozeß der Aufsaugung von den Wandungen des Darmkanals den Nahrungssaft auf, um ihn auf tausend und abertausend Wegen den einzelnen Provinzen und Organen des Körpers zuzuführen. Hier wird er schließlich wieder in feinsten Röhrchen bis in die unmittelbarste Nähe fast jeder einzelnen Zelle herangebracht. Zur Fortbewegung der Nährflüssigkeit, des Blutes, in den groben Gefäßen und feinsten Haarröhrchen ist auch noch bei der Arbeitsteilung ein zentrales Pumpwerk, das Herz, geschaffen worden. Mit kräftig arbeitenden Muskelzellen, mit Klappen und Ventilen ausgestattet, macht es erst eine gleichmäßige Zirkulation des Blutes in bestimmter Richtung möglich. So sind alle Zellen in dem sie umströmenden Nahrungssaft gebadet und können in jedem Moment ihren Bedarf aus ihm bestreiten. Da der Saft, je nach seiner Zubereitung, für jede Art von Organismus seine ganz besondere Mischung hat, ist jetzt jede Zelle, wenn ich mich so ausdrücken darf, in ein für jeden Organismus spezifisches Milieu geraten; auf dieses ist sie ihrer ganzen Natur nach angewiesen, so daß sie überhaupt nur in ihm existieren kann.

Nehmen wir noch ein zweites Beispiel: Zur Unterhaltung der chemischen Prozesse in der Zelle und damit ihres Lebens überhaupt ist Sauerstoff ein unbedingtes Erfordernis. Niedere einzellige Organismen nehmen den Sauerstoff an ihrer ganzen Körperoberfläche direkt aus der Luft oder aus dem Wasser auf und geben die Schlacken des Lebensprozesses, die bei der Verbrennung des Sauerstoffes entstehen, unter ihnen besonders die Kohlensäure, auch direkt wieder an die Umgebung ab. Bei Zellstaaten aber von Millionen und Milliarden von Elementarindividuen ist ein solcher direkter Bezug von der Quelle und ebenso eine direkte Abscheidung der Zerfallsprodukte nach außen eine Unmöglichkeit geworden. Denn die meisten Zellen sind ja wegen ihrer Lage in der Tiefe des Körpers von einem unmittelbaren Verkehr mit der Außenwelt vollkommen abgeschlossen. Sie sind daher, wie es auch bei der Ernährung der Fall war, auf die Vermittelung anderer Zellen zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses angewiesen. Wieder hat sich hierfür der vielzellig zusammengesetzte Organismus eine Zentralanstalt geschaffen, die indessen bei den einzelnen Tierklassen sehr verschieden eingerichtet ist. Bei dem Menschen und den höheren Wirbeltieren ist es die Lunge, die vermöge ihres eigentümlichen Baues große, dem Bedürfnisse des ganzen Körpers entsprechende Mengen von Sauerstoff durch den Atmungsprozeß aus der Luft aufnehmen kann. Eine Hauptaufgabe fällt hierbei dem durch die Lunge zirkulierenden Blut zu, und zwar den roten Blutkörperchen. Diese sind die Träger einer chemischen Substanz, die mit großer Affinität zum Sauerstoff ausgerüstet ist, des Hämoglobins. Vermittelst des roten Blutfarbstoffes absorbieren

Digitized by Google

sie den mit der Atmungsluft in die Luftzellen der Lunge geratenen Sauerstoff und tragen ihn mit der Blutwelle zu allen Organen, allen Geweben und Zellen des Körpers und versetzen sie so in die Lage, ihr Sauerstoffbedürfnis zu befriedigen. In der Physiologie nennt man den letzteren Vorgang im Gegensatz zur Lungenatmung die innere Atmung. Also auch in diesem Beispiel sind die einzelnen Zellen im Zellenstaat, gerade wie es auch bei der Ernährung der Fall war, von besonderen Einrichtungen des höheren Organismus abhängig geworden. Für den normalen Lebensprozeß, für das Wohlergehen jeder einzelnen Zelle ist nicht nur die normale Arbeit einer gesunden Lunge, sondern auch die richtige Blutmischung, die Zahl der im Blut vorhandenen roten Blutkörperchen und ihre richtige Ausrüstung mit Hämoglobin eine notwendige Vorbedingung geworden. Und ähnlich geht es in der sozialen Lebensgemeinschaft der Zellen noch in sehr vielen anderen Beziehungen zu. Ueberall findet der Prozeß fortschreitender Arbeitsteilung und Differenzierung seine entsprechende Ergänzung in dem gleich wichtigen Prozeß zunehmender Integration, durch die erst die elementaren Lebenseinheiten bei ihrer vielseitigen Differenzierung zu einem in sich abgeschlossenen, festgefügten und zentralisierten Organismus höherer Ordnung zusammengefaßt werden.

In vollkommenster Weise wird dies schließlich herbeigeführt durch ein Organsystem, durch das die zahlreichen Einzelbetriebe verknüpft, untereinander und von höheren Zentralstellen abhängig gemacht und schließlich den allgemeinen Zwecken des Ganzen eingeordnet werden. Ich meine das Nervensystem. Zahlreiche, mit Reizleitung begabte Fäden durchziehen, Telegraphendrähten vergleichbar, alle Provinzen des Zellenstaates bis in die kleinsten Bezirke hin. Was hier und dort im Körper vor sich geht, die verschiedenartigsten Empfindungen von Zuständen im Reizleben der Zellen, werden durch sie als Botschaften nach Zentralstationen, den Ganglienzellen, übermittelt, durch sie zum Bewußtsein des Ganzen gebracht. Und umgekehrt werden durch andere Fäden, durch die motorischen Nerven, von den Zentralstellen Willensimpulse zu diesen und jenen Organen fortgeleitet. Muskeln und Drüsen, Herz und Blutgefäße werden hierdurch zu geordneten, zweckmäßigen Leistungen veranlaßt. Zeit und Maß der Arbeit wird in vielen Fällen nicht mehr von den ausführenden Zellen, Geweben und Organen selbst bestimmt, sondern von Zentralstellen aus, die ihrerseits wieder im Dienste des Ganzen stehen.

Ueber die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines übergeordneten, höheren Organismus.

Die auf den vorausgehenden Seiten entwickelten Gesichtspunkte können uns zur Schlichtung einer Streitfrage dienen, welche sich betreffs der Wertung der Zelle durch die Literatur hindurchzieht.

In unseren Augen bedarf das cellulare Prinzip, durch welches die Zelle als Lebenseinheit, Lebenszentrum, Elementarorganismus oft in unberechtigter Weise über Gebühr hervorgehoben wird, von allgemeineren Gesichtspunkten aus einer Einschränkung und Korrektur. Allerdings darf man dabei nicht wieder in den entgegengesetzten Fehler, in ein Verkennen der allgemeinen biologischen Wichtigkeit des Zellenbegriffs, verfallen. Dies scheint mir von Sachs, de Bary, Whitman, Rauber

Digitized by Google

u. a. geschehen zu sein in mehreren interessanten Erörterungen, denen ich, von dem einen Punkte abgesehen, sonst in vielfacher Hinsicht beipflichten kann.

Die genannten Forscher wenden sich gegen die Tragweite und Allgemeingültigkeit der Zellentheorie. Auf ihre Bemerkungen sei hier noch näher eingegangen, damit die Bedeutung der Zelle als einer selbständigen Lebenseinheit und als eines abhängigen Teils von einem Ganzen oder von einer übergeordneten, höheren Lebenseinheit nach allen Richtungen klargestellt werde. (Vgl. hierzu auch das schon auf p. 527 Gesagte.)

Der berühmte Pflanzenphysiologe Sachs bezeichnet es als eine gänzlich verfehlte Auffassungsweise, „daß die gesamte Gestaltung und Volumzunahme einer Pflanze aus dem Leben ihrer einzelnen Zellen erklärt werden könne". „Ebenso wie das Wachstum der ganzen Pflanze und eines ganzen Organs derselben, sei auch das ihrer einzelnen Zellen das Resultat allgemeiner Gestaltungsgesetze, welche die organische Materie ganz ebenso wie die unorganische beherrschen." „Die Zellenbildung ist" für Sachs „eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur von sekundärer Bedeutung, jedenfalls bloß eine der zahlreichen Aeußerungen des Gestaltungstriebes, der aller Materie, im höchsten Grade aber der organischen Substanz, innewohnt."

Den gleichen Ideengang hat de Bary in den kurzen, prägnanten Satz zusammengefaßt: „Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze."

In ähnlicher Weise hat sich der amerikanische Naturforscher Whitman in einer interessanten Rede auf dem Zoologenkongreß, der bei Gelegenheit der Weltausstellung in Chicago tagte, über die „Unzulänglichkeit der Zellentheorie für die Entwicklungstheorie" ausgesprochen. An Beispielen sucht er darzutun, daß die Zellenbildung keinen bestimmenden Einfluß (directive influence) auf die Gestaltungsprozesse ausübt. „So spiele sich beim Ei die Zellteilung von Anfang bis zu Ende ab, ohne in irgendeinem wesentlichen Punkt, möge sie in regelmäßiger oder in unregelmäßiger Weise verlaufen sein, die Form der Keimscheibe zu modifizieren. Das Geheimnis der Organisation, des Wachstums, der Entwicklung beruhe nicht in der Zellbildung, sondern in noch elementareren Elementen der lebenden Substanz (Idiosomes). In ihnen habe jedes Wachstum (Assimilation, Reproduktion und Regeneration) seinen Sitz. Sie setzen jede lebende Substanz zusammen, seien die Träger der Erblichkeit und die wahren Bildner der Organismen. Ihre Aktion sei nicht durch Zellgrenzen beschränkt." Was diese Elemente sind und wie sie die Form der Organismen und ihre Differenzierung bestimmen, nennt Whitman das Problem der Probleme, welches uns allein mehr Licht bringen kann. „Das Wesen der Organisation", hier stellt sich Whitman ganz auf den Standpunkt von Sachs, „kann nicht mehr in der Zahl der Zellkerne, als in der Zahl der Zellen liegen. Die Struktur, welche wir in dem Zellenmosaik erblicken, ist etwas zur Organisation noch Hinzugefügtes, nicht selbst der Grund der Organisation. Vergleichende Entwicklungsgeschichte belehrt uns auf Schritt und Tritt, daß der Organismus die Zellenbildung beherrscht, indem er für den gleichen Zweck eine, einige oder viele Zellen gebraucht, das Zellenmaterial zusammenhäuft und seine Bewegungen leitet und seine Organe

Digitized by Google

formt, als ob die Zellen nicht existierten, oder als ob sie nur sozusagen in völliger Subordination unter seinen Willen existierten."

Aehnliche Anschauungen hat schon vor WHITMAN in etwas anderer Weise RAUBER in seinen „neuen Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle" entwickelt. Den Zelltheoretikern, welche bei ihren Untersuchungen die Zellen in den Vordergrund stellen und aus ihrer Vereinigung den zusammengesetzten Organismus erklären wollen, hält er die These entgegen: „Das Ganze bestimme die Teile, und nicht umgekehrt. Denn der fertige Organismus sei nichts anderes als das in gesetzmäßiger Weise gewachsene und zerlegte Ei. Die Bestimmung der Art des Wachstums sei im Ei enthalten, ebenso die Bestimmung seiner Zerlegung. Das Ei sei also das Ganze im jugendlichsten Zustand." Auch RAUBER nennt, wie SACHS, „den werdenden Organismus einen nach bestimmten Richtungen im Wachstum sich ausdehnenden, nach verschiedenen Ausdehnungen des Raumes sich zerklüftenden, in gesetzmäßiger Weise chemisch und histologisch sich gliedernden Protoplasmakörper."

Einseitig erfaßt, ist weder der extrem cellulare Standpunkt, noch die in den Aussprüchen von SACHS, WHITMAN und RAUBER vertretene Auffassung ganz zutreffend und das Verhältnis erschöpfend. Denn so verkehrt es ist, wenn man über die Beschäftigung mit den Zellen die Bedeutung des Ganzen, von welchem doch der Bestand und die Wirkungsweise der einzelnen Zellen nach den Gesetzen der Arbeitsteilung und der physiologischen Integration (p. 522—531) abhängig ist, übersehen wollte, so wäre es nicht minder verfehlt, wenn man die Wirkungsweise des Ganzen erklären wollte, ohne dabei auf die Zusammensetzung aus Teilen in gebührender Weise Rücksicht zu nehmen. Das Ganze und die Teile gehören eben zusammen; „sie sind", wie KUNO FISCHER vom allgemein philosophischen Standpunkt bemerkt, „ebenso wesentlich unterschieden als aufeinander bezogen. Keiner der beiden Begriffe kann ohne den anderen gedacht werden. Das Ganze ist nur Ganzes in Rücksicht auf die Teile, in deren Verbindung es besteht. Die Teile sind nur Teile in Rücksicht auf ein Ganzes, zu dem sie sich als Teile verhalten. So fordert jeder der beiden Begriffe den anderen als notwendige Bedingung." Nach meiner Meinung sind daher die Schlagworte: „die Pflanze bildet Zellen" oder „die Zelle bildet die Pflanze" keine sich ausschließenden Antithesen. Man kann beide Redewendungen gebrauchen, wenn man nur das komplizierte Verhältnis, in dem die Zelle als der Teil und die Pflanze als das Ganze zueinander stehen, in der richtigen Weise erfaßt. Denn hierauf kommt es für das Verständnis der pflanzlichen und der tierischen Organisation allein an.

Digitized by Google

ACHTZEHNTES KAPITEL.

Die Lehre von der Spezifizität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen.

Wie im siebzehnten Kapitel kurz auseinandergesetzt wurde, gewinnen die ursprünglich gleichartigen Zellen eines Organismus durch die Arbeitsteilung zu ihren gemeinsamen noch neu hinzugekommene Merkmale, durch deren Besitz sie sich voneinander unterscheiden. In die Bedeutung dieser Unterschiede müssen wir jetzt noch tiefer einzudringen versuchen; denn in bezug hierauf herrschen unter den Histologen zurzeit noch zwei sehr entgegengesetzte Auffassungen. Die eine ist die Lehre von der Spezifizität der Gewebszellen, die andere die Lehre von der Artgleichheit der in verschiedenen Richtungen differenzierten Zellen eines Organismus.

Die Lehre von der Spezifizität der Gewebszellen.

Was das Dogma von der Spezifizität der Gewebszellen zu bedeuten hat, darüber haben sich BARD, PFITZNER, HANSEMANN, NUSSBAUM in klarer Weise und, wie ich glaube, im Sinne der Mehrzahl der älteren Histologen ausgesprochen. Der Begriff der Species, wie er sich durch Untersuchung des Pflanzen- und Tierreiches ausgebildet hat, oder der naturhistorischen Art, wie sie NÄGELI genannt hat, wird auf das Verhältnis der Zellen im Organismus übertragen. Wie sich das Tierreich aus verschiedenen Species von Tieren, so setzt sich der Organismus aus verschiedenen Species von Zellen zusammen. Wie eine jede Tierart nur ihresgleichen zeugt, so soll auch eine spezifische Zelle oder eine Zellenspecies nur wieder eine Zelle ejusdem generis hervorbringen können. Eine Metamorphose verschiedener Gewebe ineinander oder eine Metaplasie wird daher in Abrede zu stellen oder in ihrer allgemeinen Bedeutung wenigstens abzuschwächen versucht.

So hat BARD (XVIII 1886) in einer unser Thema behandelnden Schrift den Satz aufgestellt: „Omnis cellula e cellula ejusdem generis." Der Zusatz „ejusdem generis" soll hier sagen, daß es in einem Organismus generisch verschiedene Zellen, d. h. verschiedene Species von Zellen gibt.

PFITZNER (XVIII 1897) bezeichnet es als „ein ganz allgemeingültiges Gesetz, daß Differenzierungsprodukte eo ipso auch Spezifizität erlangen". Das Wort „Spezifizität" aber definiert er gleich noch genauer in der Weise: „Wenn Wolf und Fuchs auch einen gemeinsamen Stammvater haben, so erzeugt doch seit der Trennung der Wolf nur Wölfe, niemals Füchse. Muskelzelle und Nervenzelle sind Teilungsabkömmlinge

Digitized by

einer und derselben Zelle, aber seit sie sich differenziert haben, sind sie spezifische Zellen, gehen nicht mehr ineinander über."

Ueber die Spezifizität der Gewebe handelt in eingehender Weise auch HANSEMANN (XVIII 1893), wobei er auf Verschiedenheiten der Mitosen großen Wert legt und die Hypothese WEISMANNS von der erbungleichen Teilung, welche später noch besprochen werden wird, zu demonstrieren sucht: „Wenn sich das Schleimgewebe des Fötus in Fettgewebe verwandelt, das Schleimgewebe des Glaskörpers aber nicht, so ist das schon allein ein Zeichen, daß man es mit zwei verschiedenen Arten von Schleimgeweben zu tun hat. Daß Bindegewebe und Bindegewebe nicht überall dasselbe ist, geht eigentlich schon aus der gewöhnlichen Betrachtungsweise hervor, wenn man z. B. das Bindegewebe der Cutis mit dem des Ovariums vergleicht, und die Mitosen zeigen auch hier erhebliche Unterschiede. Ja, ich bin geneigt anzunehmen, daß das Bindegewebe jedes Organs ein spezifisches ist, und zwar besonders auf Grund der Formen der Mitosen."

Nach unserer Meinung liegt hier eine Lehre vor, welche fundamentale Vorgänge der organischen Entwicklung in einem ganz falschen Lichte erscheinen läßt und um so gefährlicher ist, weil sie gewöhnlich als etwas Selbstverständliches, als ein Dogma angesehen wird. Zu ihrer richtigen Beurteilung und um eine Verständigung zu ermöglichen, muß man sich darüber klar werden, in welchem Sinne man den Begriff „Art oder Species" gebrauchen will, ob bloß in formaler Hinsicht als Unterscheidungs- und Einteilungsbegriff oder in der biologischen Bedeutung der organischen Species. Man kann eine Summe von Dingen in sehr verschiedener Weise untereinander vergleichen und einteilen, entweder nach diesem oder jenem besonders in die Augen springenden mehr äußerlichen Merkmale, oder nach tieferen allgemeinen Gesichtspunkten, welche das ganze Wesen der einzelnen Gegenstände zu erfassen suchen. So erhält man Systeme mit ganz verschiedener Artgruppierung. Salze lassen sich nach ihrer Farbe in weiße, rote, grüne, blaue etc., oder nach ihrer Kristallform, oder nach ihrer tiefer liegenden chemischen Konstitution einteilen. Ebenso kann man die Zellen in verschiedener Weise zu Systemen vereinigen.

Unser histologisches System ist ein rein künstliches, wenn auch ein wissenschaftlich durchaus berechtigtes und notwendiges. Es ist ein künstliches, weil nur einzelne Merkmale als Kriterien der Einteilung verwendet werden. Nach dem äußerlichen Merkmal der Kontraktilität werden die quergestreiften Muskelfasern eines Säugetieres, eines Arthropoden, einer Meduse etc. unter der begrifflichen Einheit des Muskelgewebes zusammengefaßt und ebenso alle anderen Gewebsformen.

Nun liegt aber doch wohl zweierlei klar auf der Hand. Erstens sind die quergestreiften Muskelfaßern der Säugetiere, der Arthropoden und der Medusen nicht auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen und als Erbstücke eines gemeinsamen Ahnen zu betrachten; sondern sie haben sich unabhängig voneinander überall da entwickelt, wo für ein energisch sich zusammenziehendes, kontraktiles Gewebe das Bedürfnis vorlag. Ein gleiches können wir wohl von vielen Geweben, die in verschiedenen Tierklassen ein mehr oder minder gleiches Aussehen darbieten, z. B. vom Gallertgewebe vieler Cölenteraten und vom Gallertgewebe der Wirbeltiere, oder vom Knorpelgewebe der letzteren und dem Kopfknorpel der Cephalopoden behaupten. Also allgemein ausgedrückt, ist

Digitized by Google

die gleiche Struktur und Funktion von Geweben nicht als Basis für eine gemeinsame Abstammung zu verwerten.

Zweitens ist durch das einzelne Merkmal der kontraktilen und quergestreiften Substanz das Wesen der quergestreiften Muskelfaser nicht erschöpft. Eine jede ist ja Teil eines Organismus und besitzt, wie ich schon früher (p. 492—495) nachzuweisen versucht habe, in dieser Hinsicht Eigenschaften, durch welche sie sich von der Muskelzelle eines anderen Organismus unterscheidet. Ich bezeichnete diese schon früher im Gegensatz zu den histologischen Merkmalen der Gewebe als ihre Arteigenschaften, weil sie das Wesen der Zellen einer Organismenart ausmachen.

Während die histologischen Merkmale uns in den Differenzierungsprodukten der Gewebe etc. erkennbar zutage treten, entziehen sich die Arteigenschaften der Zellen unserer unmittelbaren Beobachtung, weil wir zurzeit in die feinere, idioplasmatische Organisation der Zellen mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln der Forschung nicht einzudringen vermögen. Wissenschaftliche Schlüsse allgemeiner Natur sind es, die uns mit Notwendigkeit zwingen, außerhalb unseres Sinnenbereichs gelegene Organisationen anzunehmen.

Am besten läßt sich wohl der Punkt, auf den es hier ankommt, an dem Beispiel der Geschlechtszellen klar machen. Wo eine Differenzierung in zwei Geschlechter im Organismenreich eingetreten ist, treffen wir in der Regel zwei Arten von Zellen, die sich nach Größe, Inhalt und Form, in auffälliger Weise voneinander unterscheiden: die Eier und die Samenfäden. Im histologischen System stellen wir die Eier der verschiedenen Tier- und Pflanzenarten in einer Gruppe und ebenso die Samenfäden in einer anderen Gruppe zusammen; wir erhalten durch die Zusammenstellung das merkwürdige Schauspiel, daß, während die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen ein und derselben Organismenart in allen ihren äußeren Merkmalen im höchsten Grade verschieden sind, die Eier von Organismen, die im System sehr entfernt voneinander stehen, z. B. von manchen Wirbeltieren und Wirbellosen, ja selbst von Pflanzen und Tieren, zum Verwechseln ähnlich sind, und ebenso ihre Samenfäden. Die Eier kann man dann weiter nach der Beschaffenheit des Dotters in die bekannten Unterarten einteilen, ebenso die Samenfäden nach weiteren Struktureigentümlichkeiten.

Das so erhaltene System ist ein in mancher Hinsicht zweckmäßiges, weil es einen raschen Ueberblick über manche Verhältnisse gestattet, aber ein durchaus künstliches, wie das ganze histologische System. Denn die Einteilung beruht auf äußerlichen und nebensächlichen Merkmalen der zusammengeordneten Gebilde, läßt dagegen ihre wesentlichen Eigenschaften ganz unberücksichtigt. Was diese sind, ergibt sich aus der Erwägung, daß Ei und Samenfaden die Anlagen für einen neuen Organismus bilden, daß sie daher die für jede Organismenart charakteristischen Eigenschaften der Anlage nach enthalten müssen. Durch solche Erwägungen gewannen wir den Begriff des Idioplasma (s. ersten Teil, p. 409, 411) oder der Anlagesubstanz, welche das eigentliche Wesen der Geschlechtszelle ausmacht. In der Organisation ihres Idioplasma müssen Eier und Samenfäden ein und derselben Organismenart, also männliche und weibliche Gewebselemente, trotz ihrer großen äußerlichen Unterschiede im wesentlichen gleich sein, dagegen müssen sich die Geschlechtszellen verschiedener Tierarten, z. B. einer Säugetier- und einer Vogelart, in der Beschaffenheit ihrer Idioplasmen in demselben Grade unter-

Digitized by Google

scheiden, als die Eigenschaften eines Säugetieres von denen eines Vogels verschieden sind.

Die so erschlossene Organisation des Idioplasma ist mit unseren Sinnen nicht wahrnehmbar. Wären wir in der Lage, für sie eine Formel, die wahrscheinlich eine höchst komplizierte sein würde, zu entwickeln, wie es die Chemiker für ihre unendlich viel einfacher aufgebauten Stoffe vermögen, so wären wir in der Lage, auf Grund der Konstitutionsformeln des Idioplasma die Geschlechtszellen der Organismen in ein System zu bringen, welches nicht, wie das histologische, auf nebensächliche und äußerliche, sondern auf die wesentlichen Eigenschaften gegründet ist. In einem solchen System würden männliche und weibliche Geschlechtszellen einer Organismenart wahrscheinlich nur unbedeutende Varianten derselben biologischen Konstitutionsformel darbieten, während die Formeln für die Geschlechtszellen verschiedener Organismen eine Anordnung ergeben würden, die etwa der Gruppierung der Tier- und Pflanzenspecies im natürlichen System entspräche. Ueberhaupt würden wir nach den größeren oder geringeren Unterschieden ihres Idioplasma und nach den Merkmalen desselben die Ei- und Samenzellen in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten etc. in ähnlicher Weise einteilen müssen, wie wir es jetzt durch Vergleichung der uns sichtbaren Merkmale der entwickelten Repräsentanten der Art tuen.

Mit den verschiedenen Gewebsarten aber verhält es sich genau ebenso wie mit den Ei- und Samenzellen. Die histologischen Unterschiede innerhalb der Zellen sind erst sekundären Ursprungs; sie beruhen auf Verschiedenheiten der für besondere Zwecke ausgeschiedenen Bildungsprodukte des Protoplasma, der formed matter von Beale; ihre Artgleichheit dagegen beruht — was das viel Wichtigere ist — auf der ursprünglichen Organisation der die Plasmaprodukte überhaupt erst bildenden Zellen, der forming matter, besonders aber auf der Konstitution des von den Geschlechtszellen überkommenen Idioplasma, welches in seinen Specieseigentümlichkeiten erst allmählich historisch in unendlich langen Zeiträumen entstanden und für jede Organismenart ein besonderes ist. Die histologische Differenzierung eines Organismus beruht also nach dieser Ansicht nur auf verschiedenen, durch Arbeitsteilung veranlaßten funktionellen Zuständen von Zellen, die, abgesehen von ihrer histologischen Struktur, sonst in der Konstitution ihres Idioplasma übereinstimmen und als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle der Art oder Species nach gleich sind.

Untersuchen wir noch genauer die einzelnen Gründe, welche sich zugunsten der Lehre von der Artgleichheit der verschieden differenzierten Zellen einer Organismenspecies anführen lassen. Denselben Unterschied, den wir oben bei den Gewebszellen gemacht haben zwischen einer beständigen Organisation, auf welcher das Wesen des Species beruht, und einer im Vergleich zu ihr mehr nebensächlichen Organisation, welche durch Arbeitsteilung entstanden ist, beobachten wir vielfältig auch sonst bei Lebewesen, sowohl bei einzelligen Organismen als auch bei polymorphen Tierstöcken. Wir können feststellen, daß im Leben der Art ein und dasselbe Individuum uns häufig unter sehr verschiedenen Formzuständen entgegentritt, über deren Zusammengehörigkeit unter einen gemeinsamen Artbegriff kein Zweifel aufkommen kann.

Zwei Beispiele mögen zur Veranschaulichung dienen.

Digitized by Google

Podophrya gemmipara (Fig. 390), eine Acinete, sitzt im ausgebildeten Zustand mit einem langen Stiel an anderen Körpern fest und ist am entgegengesetzten Mundpol mit Saugröhren ausgestattet. Sie pflanzt sich durch Bildung kleiner Knospen fort, die auf ihrer Oberfläche nach Art freischwimmender, hypotricher Infusorien (Fig. 391) bewimpert sind. Diese sehen durchaus dem Mutterorganismus unähnlich aus, bewegen sich eine Zeitlang als Schwärmer im Wasser fort, setzen sich später irgendwo fest und entwickeln nun einen Stiel, Tentakeln und Saugröhren, wodurch sie erst allmählich wieder die Form des Muttertieres gewinnen.

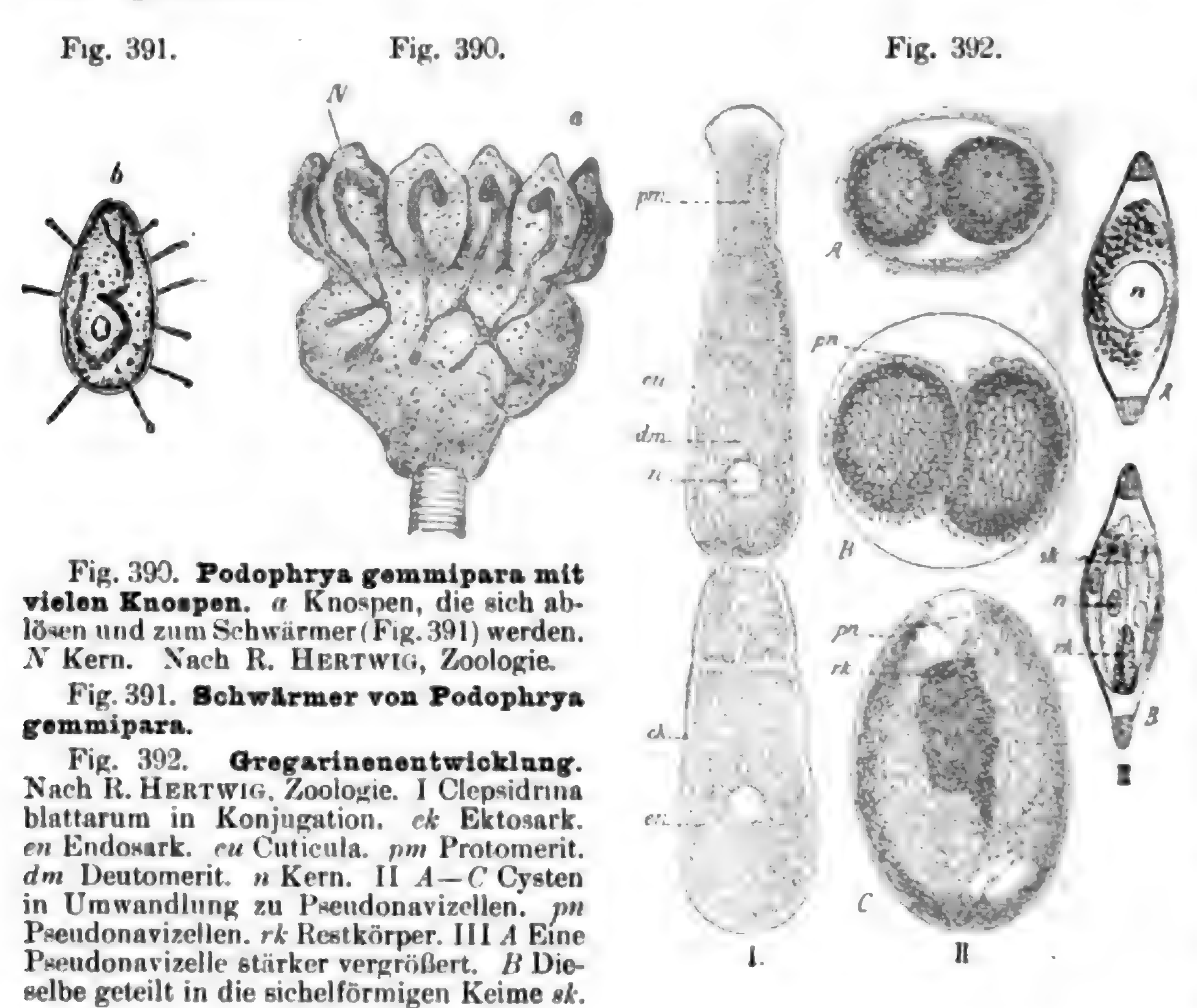


Fig. 390. **Podophrya gemmipara mit vielen Knospen.** *a* Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer (Fig. 391) werden. *N* Kern. Nach R. Hertwig, Zoologie.

Fig. 391. **Schwärmer von Podophrya gemmipara.**

Fig. 392. **Gregarinenentwicklung.** Nach R. Hertwig, Zoologie. I Clepsidrina blattarum in Konjugation. *ck* Ektosark. *en* Endosark. *cu* Cuticula. *pm* Protomerit. *dm* Deutomerit. *n* Kern. II *A—C* Cysten in Umwandlung zu Pseudonavizellen. *pn* Pseudonavizellen. *rk* Restkörper. III *A* Eine Pseudonavizelle stärker vergrößert. *B* Dieselbe geteilt in die sichelförmigen Keime *sk*.

Die **Gregarinen** (Fig. 392) sind große, in zwei Stücke, Protomerit und Deutomerit, gegliederte Zellen mit einer oberflächlichen Cuticula und einer Lage Muskelfibrillen unter ihr. Sie encystieren sich nach vorausgegangener Konjugation und zerfallen dann unter Teilung des Kerns in zahlreiche, charakteristisch geformte Pseudonavizellen, die sich hierauf noch in die sichelförmigen Keime teilen. Aus den außerordentlich kleinen Keimzellen entwickeln sich allmählich wieder die so ganz anders gestalteten Gregarinenzellen.

So lassen sich noch viele derartige Metamorphosen von einzelligen Organismen anführen, wobei die Arteigenschaften von einem auf den anderen Zustand einfach übertragen werden. Derartige Verhältnisse bei den Einzelligen sind ein schlagender Beweis, wie unrichtig es wäre, wenn wir aus dem Umstand, daß eine Zelle eine besondere Differenzierung erfahren und dadurch gewissermaßen ein neues Kleid erhalten hat,

Digitized by Google

also aus dem verschiedenen Aussehen zweier Zellen, die Folgerung ziehen wollen, daß dann notwendigerweise auch eine Veränderung der Arteigenschaften eingetreten sein müsse, wie BARD, PFITZNER, NUSSBAUM u. a. meinen. Denn wenn überhaupt die Arteigenschaften an eine Substanz gebunden sind, die als Erbmasse von dem Mutter- auf den Tochterorganismus übertragen wird, so müssen die infusorienartigen Schwärmer der Acineten und die sichelförmigen Keime der Gregarinen sie besitzen, obwohl sie vom Mutterorganismus äußerlich eine Zeitlang total verschieden sind; sie wandeln sich ja wieder in eine Acinete oder Gregarine oder in die Form um, von der sie selbst als Keime abstammen.

Nicht minder lehrreich für die Beurteilung der uns beschäftigenden Frage sind die polymorphen Tierstöcke. Die Polypen- und Medusenformen, welche die älteren Systematiker wegen ihrer großen Verschiedenheit für mehrere Tierarten gehalten hatten, sind nur, woran jetzt kein Tierkundiger mehr zweifelt, verschiedene Zustände im Leben ein und derselben Art, Formen, deren Verschiedenheiten durch Arbeitsteilung hervorgerufen sind, Formen, die sich zum Teil ineinander umwandeln können, und von denen die eine die andere wieder auf dem Wege der Fortpflanzung hervorbringen kann. Die polymorphen Individuen eines Siphonophorenstockes, Polypen, Taster, Schwimm- und Geschlechtsglocken (Fig. 364), ebenso wie die Drohnen, Königinnen, Arbeiter eines Bienenstockes oder die verschiedenen Individuen der Termiten (Fig. 393), sind wie die verschiedenen Gewebe eines Organismus in sekundären Charakteren, die teils auf Anpassung an besondere Arbeitsleistungen, teils auf ungleiche Bedingungen während ihrer Entwicklung zurückzuführen sind, voneinander oft erheblich verschieden, aber der Art nach einander gleich. Bei den verschiedenen Individuen einer Siphonophoren-, Bienen-, Termitenkolonie haben wir ebenso wie bei den Geweben eine der Art eigentümliche, in ihrem Idioplasma gegebene, beständige Organisation zu unterscheiden und eine sekundäre Organisation, welche auf Anpassung an besondere Arbeitszwecke beruht.

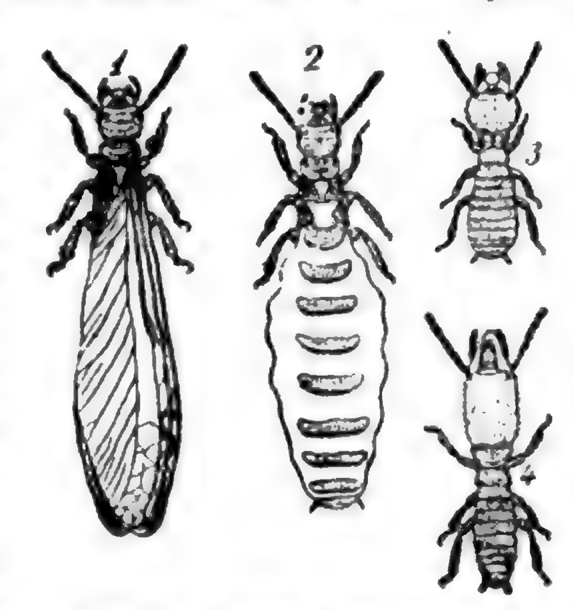


Fig. 393. **Termes lucifugus.** Nach LEUNIS-LUDWIG. 1 Geflügeltes Geschlechtstier. 2 Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben. 3 Arbeiter. 4 Soldat.

Es ist wichtig, diese Unterscheidung sich in ihrer ganzen Tragweite klarzumachen, wenn man vom Wesen des Organismus sich eine richtige Vorstellung bilden will. Ihre Nichtberücksichtigung hat namentlich in der Medizin zu manchen Verirrungen Anlaß gegeben. Weil die für bestimmte Arbeitszwecke gebildeten Produkte der Gewebe bei verwandten Tieren einander nahezu gleichartig aussehen, weil Muskelfasern, Nervenfasern, Knorpel, Knochen, Blut vom Mensch, vom Hund und Kaninchen unter Umständen für uns histologisch nicht zu unterscheiden sind, hat man den auf einem großen Irrtum beruhenden Fehlschuß gemacht, daß sich gleiche Gewebe bei zwei Organismen auch durcheinander ersetzen lassen müßten. Unter solchem Dogma stehend,

Digitized by Google

hat man geglaubt, daß Hammelblut in menschlichen Adern zum Ersatz menschlichen Blutes würde dienen können, da es doch auch ein gute Ernährungsflüssigkeit sei, und Blutkügelchen vom Hammel den Sauerstoff so gut an sich ziehen und an die Gewebe wieder abgeben wie die menschlichen. Und so hat man die Transfusion als therapeutische Methode ausgebildet und einen groben Mißgriff damit begangen. Denn wenn es auch richtig ist, daß die Arbeitsleistungen des Blutes bei verschiedenen Säugetieren dieselben sind, und seine histologischen Eigenschaften sich zum Verwechseln gleichen, so hat man doch dabei übersehen, daß jedes Blut ein integrierender Bestandteil eines Organismus und mit Eigenschaften ausgerüstet ist, die sich aus seiner Entstehung in einem bestimmten Organismus und aus seinem beständigen Verkehr mit allen übrigen Teilen des Organismus erklären. Daher vertragen sich zwei fremde Blutarten nicht miteinander und zersetzen sich gegenseitig. Anstatt als Heilmittel, wirkt fremdes Blut vielmehr als ein in die Adern gebrachtes Gift. (Vgl. auch p. 492.) — Chirurgen haben Gewebsteile und Organstücke von einer Tierart auf eine andere zu transplantieren versucht, in der Meinung, das Knochen zum Stützen, Haut zur Bedeckung von Oberflächen diene. Sie haben auch hierbei erfahren, daß zwischen gleich funktionierenden Geweben zweier Tierarten doch auch Verschiedenheiten bestehen, welche den Erfolg einer Ueberpflanzung verhindern, weil sich „Fremdartiges oder Artungleiches“ nicht miteinander verbinden läßt. (Siehe das Kapitel über Transplantation.)

So haben Fragen, welche auf den ersten Blick rein theoretischer Natur zu sein scheinen, doch auch schon ihre praktischen Konsequenzen in der Medizin gezeitigt.

Indem ich mit aller Entschiedenheit die Lehre von „der Spezifizität der Zellen“ bestreite, trete ich nicht in Widerspruch zu den Erfahrungen, welche pathologische Anatomen und Histologen über die Vorgänge bei der Regeneration der Gewebe gesammelt haben. (Vgl. hierzu auch meine Bemerkung in Zeit- und Streitfragen, Heft I, p. 142.) Um Mißverständnissen gleich von vornherein vorzubeugen, sei dies mit allem Nachdruck hier noch hervorgehoben: Daraus, daß alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich sind und Idioplasma einer Art enthalten, folgt noch lange nicht, daß nun auch an allen Orten und zu jeder Zeit aus jeder Zelle alles mögliche werden müsse. Wenn daher jemand uns vorhalten wollte, daß noch niemand die Umwandlung einer Ganglienzelle in eine Muskelfaser oder einer Bindegewebszelle in eine Epithelzelle beobachtet hat etc., so ist dies kein Einwand, der unsere Theorie berührt, da sie dergleichen Behauptungen nicht aufstellt. Denn es hängt ja das, wozu eine Zelle wird, unter allen Umständen von verwickelten Bedingungen ab, welche nicht in jedem Moment im Handumdrehen herzustellen sind. Hier kommen in Betracht nicht allein die Lagebeziehungen der Zellen im Organismus und die verschiedenartigen Einwirkungen, welchen sie infolgedessen ausgesetzt sind, sondern auch die zahlreichen Zustände, welche eine Zelle in gesetzmäßiger Folge im Entwicklungsprozeß durchgemacht hat, und durch welche ihre Stellung im Organismus bestimmt und ihr das besondere Gepräge aufgedrückt worden ist.

Es befindet sich jede Zelle auch unter Nachwirkungen vorausgegangener Zustände, was an späterer Stelle noch näher ausgeführt werden wird. Hieraus erklärt es sich, daß, wie die von uns nicht angezweifelten Erfahrungen lehren, Defekte im Epithel nur wieder

Digitized by Google

vom Epithel aus ersetzt werden, und daß im allgemeinen Bindegewebe nur Bindegewebe, Muskelgewebe nur Muskelgewebe, oder, allgemeiner gesagt: jedes Gewebe nur das ihm gleiche für gewöhnlich wieder regeneriert. Unter allen Umständen ist dieser Weg der nächstliegende und einfachste.

Was von uns bestritten wird, ist der Schluß, den viele Forscher aus solchen Erfahrungen ziehen, daß die Zellen der einzelnen Gewebe kraft ihrer ganzen Organisation überhaupt nicht mehr die Anlagen für andere Verrichtungen, als sie momentan ausüben, besäßen und sich daher überhaupt zu nichts anderem, als was sie schon sind, entwickeln können.

Im Gegensatz hierzu behaupten wir, daß man aus dem Nichteintreten einer Entwicklung nicht ohne weiteres auf das Fehlen einer entwicklungsfähigen Substanz schließen darf. Enthalten nicht die jungen Ei- und Samenzellen im Eierstock und Hoden eines neugeborenen Säugetieres Keimsubstanz? Trotzdem hat noch niemand aus unreifen Keimen eines solchen Eierstockes Organismen vor der Zeit entstehen sehen. Wir sagen: die Keime sind unreif; d. h. nach unserer Theorie: die Bedingungen, unter denen sie sich zu entwickeln vermögen, sind noch nicht erfüllt. So müssen auch für ein Gewebe mancherlei Bedingungen erfüllt sein, ehe es sich in eine andere Form umwandeln kann. Wenn jemand vor 15 Jahren hätte behaupten wollen, daß die Epithelzellen des Irisrandes unter Umständen auch einmal zu Linsenfasern auswachsen können, er würde nirgends Glauben gefunden haben. Jetzt liegen die Tatsachen vor, welche wir noch in einem späteren Kapitel beschreiben werden.

Der Lehre von der Spezifizität der Zellen wird es ähnlich ergehen wie vor Zeiten dem in der Chemie herrschenden Dogma, daß es für den Chemiker unmöglich sei, organische Verbindungen, welche im lebenden Körper entstehen, in der Retorte künstlich herzustellen. Das Dogma erhielt seinen ersten Stoß, als Wöhler die künstliche Synthese des Harnstoffes entdeckte: es ist dann bald durch die ganze weitere Entwicklung der organischen Chemie zu Grabe getragen worden. So ist auch jetzt das Dogma von der Spezifizität der Zelle im Prinzip durch die Entdeckung der Linsenregeneration vom Irisepithel aus nachhaltig erschüttert worden, und es brauchen in Zukunft nur noch mehrere derartige Gewebsmetamorphosen auf experimentellem Wege, was wohl nicht ausbleiben wird, hervorgerufen zu werden, um auch die letzten Zweifler zu bekehren.

Anmerkung: Es ist von historischem Interesse, hervorzuheben, daß schon zu einer Zeit, wo die Zellentheorie eben in ihren ersten Anfängen stand, Johannes Müller in sehr klarer Weise ähnliche Gedanken ausgesprochen hat, wie sie im Kapitel XVIII entwickelt worden sind. Der sehr bemerkenswerte Passus in seinem Lehrbuch der Physiologie heißt:

„Wenn bloße Stücke einer Planaria, einer Hydra, und bei letzterer sehr kleine Stücke, die Kraft zur Bildung eines Individuums enthalten, so ruht diese Kraft offenbar in einer Masse von Teilchen, welche, solange sie mit dem Stamme verbunden waren, speziellen Funktionen des ganzen Tieres dienten und seinen Willenseinfluß erfuhren. In diesen Stücken werden Muskelfasern, Nervenfasern etc. sein. Eine klare Vorstellung dieser Tatsache führt zu dem Schluß, daß ein Haufen tierischer Gewebe von verschiedenen physiologischen Eigenschaften von einer Kraft beseelt sein kann,

Digitized by Google

welche von den spezifischen Eigenschaften der einzelnen Gewebe ganz verschieden ist. Die Eigenschaften der Gewebe in einem abgeschnittenen Stück Hydra z. B. sind Zusammenziehungskraft der Muskelfasern, Wirkung der Nervenfasern auf die Muskelfasern etc. Diese Eigenschaften hängen von der Struktur und dem Zustande der Materie in diesen Teilchen ab. Jene Grundkraft hingegen ist identisch mit der, welche den ganzen Polypen erzeugt hat, wovon das Stück abgeschnitten wurde."

Johannes Müller legt sich bei dieser Gelegenheit auch die von uns erörterte Frage vor: „Wie kommt es denn, daß gewisse Zellen der organischen Körper, den anderen und der ersten Keimzelle gleich, doch nichts erzeugen können als ihresgleichen, d. h. Zellen, aber keineswegs der Keim zu einem ganzen Organismus werden können? Wie die Hornzellen zwar neben sich durch Aneignung der Materie neue Hornzellen, die Knorpelzellen neue Knorpelzellen in sich bilden, aber keine Embryonen oder Knospen werden können?" J. Müller antwortet auch auf diese Frage: „Es kann davon abhängen, daß diese Zellen, wenngleich die Kraft zur Bildung des Ganzen enthaltend, doch durch eine spezielle Metamorphose ihrer Substanz in Horn u. dgl. eine solche Hemmung erfahren haben, daß sie sowohl bald ihre Keimkraft am Stammorganismus verlieren und, tot geworden, sich abschuppen, als auch, vom Stamm des Ganzen getrennt, nicht wieder Ganzes werden können."

Hier ist wohl auch der geeignete Platz, noch etwas tiefer in manche Eigentümlichkeiten der durch Arbeitsteilung erworbenen Organisation der Zellen einzudringen. Im Gegensatz zur ererbten Organisation bezeichnete ich sie schon früher als eine mehr unbeständige und vergängliche.

Was ist die Ursache ihrer größeren Neigung zur Veränderung? Sie ist offenbar darin zu suchen, daß die auf Arbeitsteilung beruhende Organisation nur unter ganz bestimmten Bedingungen und zur Erfüllung einer besonderen, einseitigen Leistung entstanden ist und zwecklos wird, wenn die Bedingungen sich ändern und ihre Leistungen nicht mehr vom Gesamtorganismus in Anspruch genommen werden. Solange die Protoplasmaprodukte, in welchen sich uns die einseitige Differenzierung der Zelle bemerkbar macht, ihre besondere Funktion im Organismus erfüllen, sind sie gewöhnlich der Schauplatz eines sich besonders rasch vollziehenden Stoff- und Kraftwechsels, je nach der Intensität ihrer Funktion. Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern, Knochen- und Knorpelgrundsubstanzen, Drüsenzellen etc. haben, ein jedes Gebilde in seiner Art, bestimmte, mit größerem Stoffverbrauch einhergehende Arbeit im Körper zu verrichten. Da nun der Lebensprozeß, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, auf einer beständigen Zerstörung und Neubildung organischer Substanz beruht, so müssen auch die Protoplasmaprodukte sich bei ihrer Tätigkeit allmählich verbrauchen und müssen, um sich in ihrem Bestand zu erhalten, durch neu eintretende Teilchen ersetzt werden, welche die formative Tätigkeit der zu ihnen gehörigen Zellen immer wieder neu bildet. Dazu ist aber erforderlich, daß die Gewebe im allgemeinen unter denselben Bedingungen verharren, unter welchen sie entstanden sind und funktionieren.

Nun ist aber, wie wir gleich anfangs hervorhoben, die Entstehung der Protoplasmaprodukte stets an besondere, zuweilen wahrscheinlich sehr komplizierte Bedingungen gebunden. Es geht mit den im Laboratorium der Zelle sich vollziehenden, chemisch-physikalischen Prozessen

Digitized by Google

wie bei der künstlichen Darstellung von hochkomplizierten organischen Verbindungen. Auf direktem Wege, durch einfache Mischung der in der Verbindung enthaltenen elementaren Bestandteile kommt der Chemiker niemals zum Ziele; er muß, um ein Kohlenhydrat von einer besonderen Strukturformel darzustellen, erst die Bedingungen ausfindig machen, unter welchen sich die einfacheren Teile zu dem komplizierten Ganzen häufig auf verschlungenen Umwegen zusammenfügen. Ebenso kann Muskel-, Nerven-, Knorpelsubstanz usw. in der Zelle allein entstehen, wenn der ganze Komplex der auf Bildung von Muskel-, Nerven- und Knorpelsubstanz hinwirkenden Ursachen gegeben ist. Daß dies der Fall ist, erkennen wir am besten daran, daß die Gewebe die Verrichtungen, für welche sie im Organismus vorhanden sind, auch wirklich in angemessener Weise ausüben; denn das ist mit ein Zeichen dafür, daß sie sich unter den Bedingungen, unter denen sie entstanden sind, im allgemeinen noch befinden. Ein Nerv muß Reize leiten, das Auge Licht empfinden, ein Muskel sich zusammenziehen. Knochen, Sehnen und Bänder müssen Zug und Druck aushalten, Blutgefäße durch zirkulierendes Blut in Spannung erhalten werden, Drüsen sezernieren etc. Ein für eine bestimmte Verrichtung entstandenes Gewebe kann nicht dauernd in einem Zustand der Untätigkeit oder Leistungsunfähigkeit verharren, ohne daß es in der Beschaffenheit seiner Plasmaprodukte Schaden erleidet und Veränderungen erfährt, welche Pathologen und Kliniker als Inaktivitätsatrophie bezeichnen.

Beweisende Beispiele hierfür finden sich in großer Zahl. Ein Muskel, welcher längere Zeit nicht arbeitet, nimmt an Volumen ab, ohne daß irgendwelche Schädlichkeiten auf ihn eingewirkt haben und ohne daß seine Ernährung durch den Blutstrom eine Beeinträchtigung erfahren hat. Chirurgen haben häufig genug diese so unerwünschte Inaktivitätsatrophie der Muskeln zu beobachten Gelegenheit gehabt, wenn sie eine Gliedmaße infolge eines Gelenkleidens oder einer komplizierten Fraktur für längere Zeit durch einen Gipsverband unbeweglich gemacht und die Muskulatur zur Untätigkeit genötigt haben.

Die Sehorgane von Tieren, die beständig in unterirdischen Höhlen wohnen, sind vollständig verkümmert, so daß sie auf Lichteindrücke überhaupt nicht mehr reagieren.

Ein Blutgefäß, das infolge einer Veränderung der Zirkulation aus dem Blutkreislauf ausgeschaltet wird, verödet und verliert in kurzer Zeit vollständig die einem Blutgefäß zukommende Struktur: die Schichtung seiner Wand in Tunica intima, media und adventitia, die charakteristische Verteilung von elastischer Substanz und von Muskelfasern. Es wird ein Bindegewebsstrang, wie uns die Vorgänge, die sich nach der Geburt eines Säugetieres an der Arteria umbilicalis, der Vena umbilicalis und dem Ductus Botalli abspielen, zur Genüge lehren.

Ein Knochenvorsprung, von welchem die einen Zug auf ihn ausübende Muskelsehne abgetrennt wird, verkleinert sich. — Der Rand des Acetabulums verändert sich allmählich, wenn bei einer Oberschenkelluxation der Femurkopf nicht wieder in die alte Lage zurückversetzt wird. — Die Zahnalveolen schwinden, wenn die in ihnen befestigten Zahnwurzeln durch Ausziehen oder durch Resorption entfernt sind.

Ein Magen, dem fortgesetzt nur ein Minimum von Speise zur Verdauung dargereicht wird, büßt allmählich seine ursprüngliche Verdauungskraft ein.

Digitized by Google

Der Abschnitt des Darmes unter einer ergiebigen Kotfistel, einem sogenannten Anus praeternaturalis, atrophiert zu einer dünnen Haut (Cohnheim).

So zerstört sich gewissermaßen jede Struktur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden war, und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Es ist dies eine einfache Konsequenz der ganzen Auffassung, die wir vom Lebensprozeß gewonnen haben; es ist eine Konsequenz des Satzes, daß die Beständigkeit der organischen Substanz nur auf ihrer fortdauernden Neuerzeugung beruht. Kein Strukturteil des Körpers ist an sich etwas Dauerhaftes, sondern wird es nur insoweit, als er bei dem Zerstörungsprozeß, dem er in seinen einzelnen Teilen ausgesetzt ist, in demselben Maße wieder neu ersetzt wird. Damit dies aber möglich ist, müssen auch alle Bedingungen erfüllt sein, an welche die Entstehung einer bestimmten Struktur geknüpft ist. Muskelsubstanz entsteht und erhält sich nur an Orten, wo etwas zu bewegen ist, Knochensubstanz, wo etwas zu stützen und Zug und Druck auszuhalten ist, Nervensubstanz, wo Reize zu empfangen und fortzuleiten sind.

Man hat die komplizierten Erscheinungen, welche zum Teil schon die älteren Naturforscher und Aerzte gekannt und zu erklären versucht haben, in unserer Zeit verständlich zu machen gesucht durch den Satz: es sei zur Erhaltung organischer Gebilde ein funktioneller Reiz, d. h. ein Reiz, welcher in dem gereizten Teil die ihm eigentümliche Funktion hervorruft, erforderlich. Roux hat hiermit die Hypothese verbunden, daß dem spezifischen funktionellen Reiz jedes Gewebes zugleich eine trophische, die Ernährung anregende Wirkung zukomme. Der funktionelle Reiz soll neben der spezifischen Funktion zugleich auch „direkt oder indirekt“ die Assimilation anregen, welche ohne seine Einwirkung nicht gehörig vonstatten gehen kann; er soll somit zugleich trophisch, die Ernährung hebend, wirken.

Den Sätzen liegt ebenso wie der alten Lehre von der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches der Teile oder von der Wirkung der Uebung etwas Richtiges zugrunde. Aber beide Formeln sind zu eng und zu einseitig gefaßt und dringen nicht bis zum Grund der Sache vor. Denn weder der Ausdruck „funktioneller Reiz“ noch der Ausdruck „Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches“ ist umfassend genug zur Bezeichnung der meist verwickelten Bedingungen, welche in der oben angegebenen Weise zur Entstehung und zum Bestand einer organischen Struktur erforderlich sind.

Ein Beispiel wird dies am besten zeigen. Eines der am raschesten funktionierenden Organe, auf welches man sich am häufigsten bei den aufgestellten Erklärungen zu beziehen pflegt, ist der Muskel. Beim Worte „funktioneller Reiz“ denkt man hier gewöhnlich an den Impuls, welcher dem Muskel durch seinen Nerven erteilt wird. Durchschneidung, überhaupt Degeneration des Nerven, ruft ja Veränderungen in der Struktur der Muskelfasern und schließlich ihre Atrophie hervor, weil ihnen vom Nerven aus kein „funktioneller Reiz“ mehr erteilt wird. Hierauf paßt der Ausdruck „Verkümmerung infolge mangelnder funktioneller Reize“ oder „Verkümmerung infolge Nichtgebrauchs“ ganz gut, und soweit scheint alles mit der Erklärung in Ordnung zu sein.

Nun gibt es aber auch Fälle, in denen der Sachverhalt doch ein etwas komplizierterer ist. Ein Muskel kann atrophieren, auch wenn er

Digitized by Google

noch mit seinem leitungsfähigen Nerven verbunden ist. So nehmen bei Kniegelenkankylose die Schenkelmuskeln des Menschen an Volumen ab. Sie können zwar noch vom Nerven aus gereizt werden, aber sie können keine entsprechende Arbeit mehr verrichten, weil die Knochen, welche sie gegeneinander bewegen sollen, absolut unbeweglich geworden sind.

In einem anderen, gewissermaßen entgegengesetzten Falle, verkümmern die Muskeln, wenn man sie von ihren Ursprungs- und Insertionspunkten abgetrennt hat, so daß sie bei ihren Verkürzungen keine Widerstände mehr zu überwinden haben, eine Erscheinung, welche man an Amputationsstümpfen zu beobachten Gelegenheit hat.

Es kommt, wie die zwei angeführten Beispiele lehren, nicht nur darauf an, daß der Muskel vom Nervensystem „funktionelle Reize" zugeführt erhält und sich zusammenzieht, sondern vor allen Dingen, wie er sich zusammenzieht. Das hängt aber wesentlich von den Bedingungen ab, unter denen er sich befindet, besonders von der Art und Größe der zu überwältigenden Widerstände, von der Spannung seiner Fasern etc. Ein Muskel muß die ihm adäquate Arbeit verrichten, um in seinem Bestand erhalten zu werden. Aendern sich daher die Bedingungen, unter denen ein Muskel entstanden ist und zuvor gearbeitet hat, so werden sich nach einiger Zeit auch entsprechende Rückwirkungen in Veränderungen seiner Struktur bemerkbar machen.

Von Wichtigkeit für die Dauerfähigkeit von Strukturen ist auch der Umfang der Zerstörungs- und Neubildungsprozesse, welche in einem Gewebe bei seiner Funktion stattfinden. Strukturen werden sich um so leichter und rascher verändern können, je mehr sie einer Zerstörung bei der Funktion ausgesetzt sind. Denn dann werden sich die infolge veränderter Bedingungen ausbleibenden Neubildungsprozesse bald bemerkbar machen. In dieser Beziehung bestehen offenbar erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Organen und Geweben. Am raschesten verändern sich in ihrer Struktur wohl Muskelfasern, Drüsenzellen und Sinneszellen, in welchen der Stoffumsatz bei ihrer Funktion am größten ist. Beständiger ist schon die Knochensubstanz, bei welcher daher statische Veränderungen der Struktur sich nur nach längeren Zeiträumen und unter konstant einwirkenden Zug- und Druckkräften ausbilden werden. Noch passiver als die Knochen sind vermutlich die Sehnen, Fascien und Bänder, so daß sie, wenn sie einmal gebildet sind, in ihrer Form sich längere Zeit erhalten, auch wenn die Bedingungen ihrer Gebrauchsweise andere geworden sind.

Außerordentlich gering sind endlich offenbar die Zerstörungs- und Neubildungsprozesse in den Zellulosemembranen der Pflanzen; daher sind hier unter bestimmten Bedingungen enstandene Strukturen für gewöhnlich an neue Bedingungen nicht mehr anpassungsfähig. Nur jugendliche Pflanzenteile sind, wie wir später (p. 560) sehen werden, geotropisch und heliotropisch etc. und verändern, wenn sie in andere Lagen gebracht werden, ihre Wachstumsrichtung (Fig. 396); schon fest verholzte Pflanzenteile dagegen reagieren nicht mehr. Auch an veränderten Zug und Druck können sich die mechanischen Gewebe der Pflanzen nicht mehr anpassen, wie es die Knochen im tierischen Körper tun (s. p. 574). Die in die Dicke wachsenden Baumstämme der Dikotylen und Koniferen behalten die einmal erzeugte Holzmasse, sind daher „fast kompakte, also mechanisch irrationell gebaute Säulen" (Julius Wolff).

Digitized by Google

Schwendener bemerkt hierzu: „Denken wir uns irgendein jugendliches Organ, dessen Zellwände oder Gewebslamellen dem fraglichen Kurvensystem augenblicklich genau entsprechen, so leuchtet ein, daß jede nachträgliche Streckung notwendig eine Verzerrung desselben herbeiführen muß, sofern nicht gleichzeitig für eine fortwährende Resorption einzelner Gewebselemente und für Neubildung anderer an günstiger Stelle Sorge getragen ist. Ein solcher Vorgang findet im Gebälke der Knochen tatsächlich statt und ist von Julius Wolff noch neuerdings eingehend dargelegt worden." „In vegetabilischen Geweben dagegen kommen höchstens nachträgliche Membranstärkungen an statisch gefährdeten Stellen, z. B. Bildung von Holzparenchym in den Lücken eines gesprengten Bastringes u. dgl., vor; aber eine fortwährende Umgestaltung und Neubildung von Geweben nach Maßgabe der jeweiligen Zug- und Druckspannungen ist nirgends beobachtet. Wäre sie möglich, so würde es z. B. für die Dikotylen mit Dickenwachstum rationell sein, die inneren Jahresringe des Stammes durch einen in zentrifugaler Richtung fortschreitenden Lösungsprozeß in Glykose zu verwandeln und diese zum Aufbau neuer Jahresringe zu verwerten. Ebenso würde im Verlauf der äußeren Dimensionsänderungen noch manche andere Transformation der inneren Architektur erwünscht sein, wenn sie nur ausführbar wäre. Allein die Pflanze steht hier vor unüberwindlichen Schranken, welche die strenge Einhaltung vorgezeichneter Kurvensysteme von vornherein ausschließen."

Bei den Tieren sind Kliniker und pathologische Anatomen auf die Veränderlichkeit der Gewebe schon früh aufmerksam geworden, weil sie sich ja besonders mit den Störungen der normalen Lebensprozesse und Strukturen zu beschäftigen haben. Vor allen Dingen hat Virchow zur Klärung der sich hier darbietenden Erscheinungen durch seine Zellularpathologie viel beigetragen. Er hat zuerst die einzelnen Zustände, welche im Leben der Gewebe eintreten und sich einander ablösen können, scharf unterschieden und sie mit Namen belegt, welche sich seitdem in der pathologischen Anatomie eingebürgert haben. Außer dem normalen Zustand der Organe und Gewebe unterscheidet Virchow 1) einen Zustand der Hypertrophie, 2) der einfachen Atrophie, 3) der Metamorphose oder Metaplasie, 4) der Wucheratrophie, 5) der Hyperplasie, 6) der Degeneration und Nekrose.

Wir wollen auch im folgenden an dieser Einteilung im ganzen festhalten, dabei aber der besseren Uebersicht halber die an der Zelle zu unterscheidenden Zustände in zwei Gruppen einteilen, erstens in eine Gruppe, in welcher sich der veränderte Zustand der Gewebe nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte äußert, zweitens in eine Gruppe, in welcher sich noch außerdem auch die Zellkörper an den Veränderungen der Protoplasmaprodukte entweder durch Vermehrung ihrer Kerne oder durch Degeneration beteiligen.

A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte.

1. Die Hypertrophie der Gewebe.

Es ist eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz, unter günstigen Bedingungen nicht nur das im Lebensprozeß Verbrauchte zu ersetzen, sondern zugleich noch einen Mehrwert zu liefern oder es „überzukompensieren", wie man sich ausdrückt. Die lebende Substanz kann

Digitized by Google

daher über ihr ursprüngliches Maß hinauswachsen und immer mehr fremden Stoff in ihren Lebensprozeß hineinziehen. Eine Ueberkompensation des Verbrauches kommt auch in der Hypertrophie eines Gewebes, in der Vermehrung der für bestimmte Verrichtung gebildeten Substanz zum Ausdruck. Hierfür verschiedene Beispiele:

Zellen, deren ganzer Stoffwechsel im tierischen Körper darauf eingerichtet ist, aus dem allgemeinen Säftestrom Fette an sich zu ziehen und in ihrem Protoplasma aufzuspeichern, hypertrophieren, wenn im Körper der Verbrauch von Fett für Arbeitszwecke sinkt, während die Zufuhr die gleiche bleibt. Die Fettzellen kommen so in die Lage, mehr Fett aufzunehmen, als sie wieder an die Orte des Verbrauches abgeben können.

Die Epithelzellen der gewundenen Harnkanälchen haben vermöge ihrer spezifischen stofflichen Zusammensetzung die Fähigkeit, aus dem Blute harnfähige Substanzen an sich zu ziehen, und nachdem diese ihr Protoplasma durchsetzt haben, sie wieder nach außen abzugeben. Wenn infolge der Exstirpation einer Niere der von ihr auszuscheidende Anteil an harnfähiger Substanz im Blut zurückbleibt, so wird der anderen Niere ein Ueberschuß geboten, dadurch eine gesteigerte Tätigkeit hervorgerufen und eine vermehrte Neubildung derjenigen spezifischen Substanzen bewirkt, auf deren Anwesenheit die Eigentümlichkeit der Nierenzellen beruht, harnfähiges Material an sich zu ziehen. Die Nierenzellen vergrößern sich, wie durch Messungen festgestellt ist. Die ganze Niere hypertrophiert.

Am ausgeprägtesten tritt uns die Ueberkompensation beim Stoffumsatz im quergestreiften und glatten Muskelgewebe entgegen. Die kontraktile Substanz vermehrt sich unter allen Bedingungen, durch welche sie in höherem Maße in Anspruch genommen wird. Mehr kontraktile Teilchen, als sich abnutzen, fügen sich dann den alten an; der Querschnitt des Muskelprimitivbündels wächst, indem sich neue, quergestreifte Primitivfibrillen wahrscheinlich durch Wachstum und Längsteilung der alten ausbilden. Glatte Muskelfasern werden dicker und länger, wie in der hypertrophischen Darmwand oberhalb einer Stenose, oder in der Wand der Harnblase bei Prostatahypertrophie, oder in der schwangeren Gebärmutter. Mehrleistungen, die innerhalb bestimmter Grenzen an das arbeitende muskulöse Organ gestellt werden, fördern sein Wachstum und rufen allmählich eine größere Leistungsfähigkeit hervor, bis ein neues Gleichgewicht zwischen der von einem Muskel zu leistenden Arbeit und der Masse der zur Arbeit beanspruchten Substanz hergestellt ist. Die Muskeln eines Armes, welche tagüber beständig, aber nur zu leichter Arbeit in Bewegung gesetzt werden, verhalten sich ganz anders in der Ausbildung kontraktiler Substanz als die Muskeln eines Turners, welcher schwere Hanteln nur stundenweise hebt, oder eines Schmiedes, welcher beim Amboß den schweren Eisenhammer schwingt. Nicht die Kontraktion allein, sondern vor allen Dingen die Größe des hierbei zu bewältigenden Widerstandes, die Größe der Last ist es, welche den Muskel stärkt. Muskelsubstanz findet die zu ihrer Entstehung, sowie die zu ihrer Weiterbildung erforderlichen Bedingungen nur an Stellen, wo Muskelarbeit, und in dem Maße, in welchem solche zu verrichten ist. Daher paßt sich überall das Muskelsystem von selbst innerhalb gewisser Grenzen den ihm im Organismus gestellten Bedingungen an und wird in seiner ungleich starken Ausbildung in den verschiedenen Abschnitten des Gefäßsystems, des Darmkanals, der Teile des Skeletts von selbst reguliert.

Digitized by Google

Es geht hier in der Oekonomie der Lebewesen wie in der menschlichen Gesellschaft, in welcher verstärkte Nachfrage nach einem Gebrauchsgegenstand von selbst auch die Bedingungen für seine stärkere Erzeugung schafft und so mit der Zeit auch ein vergrößertes Angebot hervorruft.

Den hier begründeten Ideengang hat PFLÜGER in seiner Schrift: „Die teleologische Mechanik der lebenden Natur" in einer mehr teleologischen Fassung in dem Satz ausgedrückt: „Die Ursache des Bedürfnisses ist zugleich auch die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses." Und er fügt an späterer Stelle hinzu: „Dies führt uns leicht zur Erkenntnis, daß, wenn eine Zelle durch starke Arbeit Stoff und Kraft verbraucht hat, abermals der Verlust die Ursache des Wiedergewinnes sein muß. Diejenigen Stellen, wo aus dem Gebäude der lebendigen Organisation Bausteine ausgetreten sind, werden mit starken Anziehungen begabt sein, welche sie zur Wiedereinführung neuen Nährmaterials befähigen. Es ist aber eine Tatsche, daß bei größerem Verluste infolge verstärkter Arbeit solche Bedingungen entstehen, denen zufolge immer etwas mehr wiedergewonnen wird, als verloren ging. Denn der anhaltend stärkere Gebrauch läßt ein Organ an Masse und Kraft zunehmen. Deshalb werden Muskeln durch größere Arbeit umfangreicher und bedeutenderer Anstrengung fähig. Das Bedürfnis nach größerer Arbeitskraft hat diese zur notwendigen Folge."

2. Die Atrophie der Gewebe.

Wie schon oben erwähnt, zerstört sich jede Struktur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden ist, und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Die Atrophie bildet daher die Kehrseite der Hypertrophie. Wenn die Neubildung von Fett und Drüsensekret, von Muskel- und Nervensubstanz infolge veränderter Bedingungen unterbleibt, so muß Atrophie der betreffenden Gewebe eintreten, weil sich jetzt in ihnen allein der natürliche Verbrauch und die Abnutzung durch den Lebensprozeß geltend macht.

Nach langem Hungern oder bei sehr starkem Stoffverbrauch verliert die Fettzelle an Umfang, weil ihr aufgespeichertes Fett von den Arbeitsorganen des Körpers in Anspruch genommen und nach den Orten des stärkeren Verbrauches geschafft wird. Der in der Zelle eingeschlossene Fetttropfen wird kleiner und kleiner und zerfällt schließlich in einzelne Tröpfchen, die ebenfalls schwinden können. Nur das Protoplasma mit dem Kern bleibt als Rest der Zelle zurück, welche so von einer einfachen Bindegewebszelle kaum noch zu unterscheiden ist.

Eine Drüse, die nicht mehr oder nur spärlich sezerniert, nimmt an Volumen ab; ihre Zellen verkleinern sich. Am leichtesten kann dieser Zustand durch Durchschneidung des Drüsennerven hervorgerufen werden, weil dann die Reflexreize aufhören, durch welche das Drüsengewebe normalerweise zur Sekretion angeregt wird. Er wird daher auch in der pathologischen Anatomie als die neurotische Atrophie bezeichnet. So verkleinert sich z. B. nach den Untersuchungen von CL. BERNARD und HEIDENHAIN infolge der oben genannten Operation die „paralytische Unterkieferdrüse" des Hundes sehr erheblich. „Sie gewinnt im frischen Zustande ein wachsgelbliches Aussehen und zeigt bei der mikroskopischen Untersuchung

ein unverkennbar verändertes Verhalten. Zwischen zahlreichen Acinis, deren Zellen den Bau der Zellen untätiger Drüsen besitzen, liegen zerstreut andere von der charakteristischen Form der Acini tätiger Drüsen, in denen Schleimzellen von gewöhnlichem Habitus nicht vorhanden sind.“ (Heidenhain, l. c. p. 89.)

Wie bei der Hypertrophie, so treten auch bei der Atrophie die Erscheinungen um so rascher und prägnanter zutage, je mehr es sich um Gewebe handelt, deren Arbeitsleistung an hochorganisierte Protoplasmaprodukte gebunden ist, welche sich durch lebhaften Stoffwechsel und leichte Zerstörbarkeit auszeichnen. Obenan stehen in dieser Beziehung das Muskel- und das Nervengewebe.

Die Muskelprimitivbündel nehmen durch Schwund von kontraktiler Substanz sowohl in der Längen- als in der Dickendimension unter den verschiedenartigsten Bedingungen ab. Unter ihnen ist erstens die Abtrennung des Muskels von seinen Ursprungs- und Insertionspunkten zu nennen. Hierdurch verlieren die Muskelfasern ihre normale Spannung und Dehnung. Wenn sie sich zusammenziehen, sind die bei der Kontraktion zu bewältigenden Widerstände vermindert, da die Muskelenden an nachgiebiges und dehnbares Bindegewebe angreifen. Der Muskel hat daher, auch wenn er innerviert wird, weniger Arbeit als früher zu leisten. Eine zweite Ursache der Atrophie ist verminderter oder ganz aufgehobener Gebrauch der Muskeln. Muskelgruppen, die infolge starker Arbeit beim Turnen oder in einem Berufe hypertrophisch geworden sind, verkleinern sich wieder, wenn sie infolge veränderter Lebensweise während längerer Zeit verhältnismäßig untätig geblieben sind. Mangelhafte Bewegung der Extremitäten bei langwierigen Krankheiten infolge chirurgischer Operationen usw. führt zu atrophischen Prozessen geringeren Grades. Am häufigsten wird endlich die Außerfunktionssetzung der Muskeln hervorgerufen durch verschiedenartige Erkrankungen im Bereiche des Nervensystems, welche Degenerationen motorischer Nervenfasern zur Folge haben: essentielle Kinderlähmung, progressive spinale Muskelatrophie, Lähmung nach Apoplexien. Sie läßt sich experimentell durch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven am leichtesten und vollständigsten erzielen.

Höhere Grade von Atrophie der Muskelfasern bleiben nicht auf eine einfache Abnahme der kontraktilen Substanz beschränkt, sondern äußern sich bald auch in einer mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderung ihrer Struktur. Fettglänzende Körnchen mit Tropfen treten im Inhalte auf. Die Querstreifung wird dadurch undeutlicher und schwindet schließlich vollständig. Die zerfallende kontraktile Substanz wird hierauf ganz resorbiert; von einem Muskelprimitivbündel bleibt nichts als das Protoplasma mit den Kernen zurück. Während das keiner Funktion mehr dienende Protoplasmaprodukt seine Rolle im Organismus ausgespielt hat, bleibt das Protoplasma mit den Kernen, die „forming matter“, erhalten.

Gleich der Muskelfibrille zerfällt auch nach kurzer Zeit die außer Dienst gesetzte Nervenfibrille. Wie für jene zu ihrer Erhaltung die Kontraktion, so ist für diese eine zeitweise Erregung durch Nervenreize erforderlich.

Da ferner die Aufgabe der Nervenfasern darin besteht, verschiedene Organe zu gemeinsamer Funktion zu verbinden, so ist die Durchschneidung der Nervenfasern ein vorzügliches Mittel, nicht nur um physiologisch den Ausfall von Funktionen, sondern auch histologisch die

Digitized by Google

Atrophien von Strukturen zu studieren, welche den ausgefallenen Funktionen dienen. Mit der motorischen Nervenfaser degeneriert die zugehörige motorische Endplatte und das Muskelprimitivbündel. Würde man noch genauer und weiter den Prozeß verfolgen, so würde man gewiß noch damit in Zusammenhang stehende Veränderungen an den Sehnen eines atrophischen Muskels und an dem zum Insertions- oder Ursprungspunkt dienenden Knochengewebe wahrnehmen können.

Degeneration sekretorischer Fasern bewirkt Veränderungen am Drüsengewebe. Durchschneidung eines Sinnesnerven hebt die Funktion der mit ihm zusammenhängenden nervösen Endapparate auf und ruft infolge der mangelnden Reizfortleitung degenerative Prozesse auch an den reizaufnehmenden Apparaten hervor. Wie S. Meyer (XVIII 1897) durch Durchschneidung des Nervus glossopharyngeus vom Kaninchen feststellte, beginnen schon 30 Stunden nach der Operation Veränderungen an den Geschmacksknospen der Papilla foliata nachweisbar zu werden. Es bildet sich eine Wucherung von Zellen am Fuß der Knospen aus, durch welche ihre Abgrenzung gegen das Epithel mehr und mehr verwischt wird. Die Zellen der Knospen verlieren ihre charakteristische Form und wandeln sich in indifferente Elemente des Plattenepithels um. Am 12. Tage sind alle Geschmacksknospen spurlos verschwunden; an ihre Stelle ist ein gewöhnliches Plattenepithel getreten. In ähnlicher Weise berichtet Colasanti von Degeneration der Riechschleimhaut nach Durchschneidung des Nervus olfactorius, was indessen von Neuberger etc. in Abrede gestellt wird.

Die Atrophie von Sinnesapparaten nach Nervendurchschneidung ist von besonderem theoretischen Interesse, weil sie eintritt, trotzdem die äußeren „funktionellen Reize“ niemals aufhören auf sie einzuwirken. Die Geschmacksknospen werden von denselben Flüssigkeiten wie zuvor umspült; was gestört wird, ist allein die Reizfortleitung in der degenerierten Nervenfaser. Auch diese Art der Außerfunktionssetzung ist daher schon imstande, in den Zellen die eigentümlichen Strukturen zu zerstören, durch welche sie sich als funktionierende Sinneszellen auszeichnen, und sie dadurch wieder in indifferente Elemente umzuwandeln.

3. Funktionswechsel. Metamorphose und Metaplasie der Gewebe.

Je nach den Bedingungen, durch welche die Prozesse des Zerfalls und der Neubildung bei dem Stoffwechsel in den Geweben reguliert werden, ließen sich an ihnen drei verschiedene Zustände unterscheiden, die auf den vorausgegangenen Seiten besprochen wurden. Es kann sich erstens ein Gewebe in seinem normalen Bestand erhalten, wenn in dem durch die Verhältnisse regulierten Stoffwechselprozeß sich Zerstörung und Neubildung die Wage halten. Zweitens kann die Zerstörung, drittens die Neubildung überwiegen und im einen Fall zur Atrophie, im anderen Fall zur Hypertrophie führen.

Nun ist aber auch noch ein vierter Zustand möglich: Die formative Tätigkeit der Zelle kann durch veränderte Lebensbedingungen in ganz andere Bahnen gelenkt werden und an Stelle des zerstörten ein anders geartetes Protoplasmaprodukt anbilden. Die Richtung des Stoffwechsels der Zelle verändert sich. Wie einzelne Organe, erleiden auch die Gewebe einen Funktionswechsel und damit auch selbstverständlicherweise eine veränderte Struktur. Daher unterscheiden wir im Eigenleben der Gewebe außer der Erhaltung des normalen Bestandes, außer

Atrophie und Hypertrophie, jetzt viertens noch die Gewebsmetamorphose oder die Metaplasie. Je nachdem diese infolge von Bedingungen erfolgt, die für den Bestand des Organismus nützlich oder schädlich sind, lassen sich physiologische und pathologische Gewebsmetamorphosen unterscheiden.

a) Die physiologischen Gewebsmetamorphosen.

Während der Entwicklung eines Organismus aus dem Ei bieten sich uns, namentlich in der Gruppe der Stützgewebe, verschiedenartige interessante Gewebsmetamorphosen dar, deren Studium für das Eigenleben der Gewebe außerordentlich lehrreich ist. Gallert- und Bindegewebe, Knorpel und Knochen machen eine einzige Formenreihe aus, in welcher eine in die andere Form sich umwandeln kann.

Das Gallertgewebe ist die einfachste und ursprünglichste, zugleich aber auch die am wenigsten leistungsfähige Form der Stützsubstanz, die sich in der Entwicklung aller Wirbeltiere zwischen den Keimblättern zuerst ausbildet. Es wird normalerweise teils in faseriges Bindegewebe, teils in Knorpel auf weiteren Stadien des Entwicklungsprozesses umgewandelt. Im ersten Fall produzieren die Gallertzellen, welche in ihrem Stoffwechsel eine Zeitlang nur Mucin abgesondert haben, infolge irgendeines Anreizes Kollagen, das sich der Oberfläche ihres Protoplasmakörpers in feinen, zu einem Bündel vereinten Fibrillen ablagert. So entsteht das fötale Bindegewebe, das aus einem Gemisch ursprünglich ausgeschiedener, schleimiger Grundsubstanz und neu ausgebildeter, leimgebender Fasern zusammengesetzt ist. Dasselbe kann die eingeleitete Metamorphose noch weiter fortsetzen; wir erhalten das reife Bindegewebe, indem bei verändertem Stoffwechsel des Gewebes die schleimige Grundsubstanz aufgebraucht und nicht wieder erzeugt, dagegen immer mehr Kollagen in der Form von Fasern gebildet wird.

Das faserige Bindegewebe selbst ist ein wahrer Proteus durch die zahlreichen und sehr verschiedenartigen Modifikationen, welche es an verschiedenen Stellen des Körpers durch die auf es einwirkenden, eigenartigen Bedingungen erfährt. Je nachdem es abscheerenden Kräften oder Zug in einer oder mehreren Richtungen ausgesetzt ist oder noch anderen Aufgaben zu dienen hat, gestaltet es sich hier zu lockerem und interstitiellem, dort zu retikulärem, dort zu straffem, geformtem Bindegewebe, zu Sehnen, Fascien, Aponeurosen, Bändern um.

Noch in anderen Richtungen können die chemischen Prozesse in den Bindegewebszellen aus uns unbekannten Ursachen in andere Bahnen gelenkt werden und zu neuen Arten formativer Tätigkeit führen.

Elastin entsteht beim Stoffwechsel der Zelle und scheidet sich in einer für diese Substanz wieder charakteristischen Weise in feinen Fäserchen aus, die eine ausgesprochene Neigung haben, Seitenästchen zu treiben und sich dadurch untereinander zu Netzen zu vereinigen. Je nach der verschiedenen, durch äußere Bedingungen regulierten Mischung elastischer und leimgebender Fasern gehen wieder mannigfache neue Gewebsmetamorphosen hervor.

An manchen Orten im Körper gewinnen ferner die Bindegewebszellen stärkere Affinitäten, durch die sie aus dem Säftestrom entweder Kalksalze oder Fette an sich ziehen. Indem die Kalksalze mit dem Kollagen chemisch fest verbunden werden, wandelt sich faseriges Bindegewebe in Knochensubstanz um. Am unmittelbarsten

Digitized by Google

läßt sich diese Metamorphose an den verknöchernden Sehnen der Vögel verfolgen. Die „Häutchenzellen“ der Sehnenfasern nehmen eine den veränderten Bedingungen entsprechende neue Form an. Wie die sternförmigen Gallertzellen mit der Entstehung der Bindegewebsfasern sich in Häutchenzellen umgewandelt haben, so bilden sich jetzt wieder die Häutchenzellen mit der Entstehung der Knochengrundsubstanz in die ihr angepaßten zackigen Knochenkörperchen um.

Dadurch daß an manchen Orten Bindegewebszellen Fett aus dem Säftestrom an sich ziehen und in ihrem Protoplasma in größerem Maßstab abscheiden, geht aus lockerem Bindegewebe Fettgewebe hervor, und dieses kann sich unter Umständen wieder zu Bindegewebe rückbilden, wenn das Fett durch Atrophie aus den Zellen schwindet.

Zu den schon aufgezählten zahlreichen Metamorphosen gesellt sich noch weiter der Faserknorpel hinzu. Er entsteht, wenn Zellen, die ursprünglich leimgebende Fasern ausgeschieden haben und als Bindegewebskörperchen zwischen ihnen erhalten geblieben sind, ihre formative Tätigkeit ändernd, Chondrin auf ihrer Oberfläche anbilden und, sich mit einer Knorpelkapsel umgebend, nunmehr als Knorpelkörperchen erscheinen.

Eine zweite Reihe von Metamorphosen führt vom Gallertgewebe durch das Knorpel- zum Knochengewebe hindurch. Indem in die schleimige Grundsubstanz das konsistentere Chondrin abgelagert wird, entsteht als Mischprodukt der Vorknorpel, der wieder verschiedenartiger Umwandlungen fähig ist (Hyalinknorpel, elastischer Knorpel, Knochen).

Unter den Begriff der Metaplasie lassen sich endlich auch die oft tief greifenden Umwandlungen einreihen, welche die Knochen sowohl während ihrer Entwicklung als auch später bei jeder Veränderung der statischen Verhältnisse erleiden, wie es nach den noch genauer zu besprechenden Untersuchungen von Roux und von Julius Wolff der Fall ist. Wenn sich die Struktur der Spongiosa infolge einer veränderten Richtung der Zug- und Druckkurven umbildet, so werden ältere Knochenbälkchen, soweit sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen sind, entweder verdünnt oder selbst ganz aufgelöst; der von ihnen vorher eingenommene Raum wird durch rotes Knochenmark ausgefüllt, während sich neue Bälkchen in anderen Richtungen anlegen oder alte in entsprechender Weise verstärkt werden.

Neben den Bindesubstanzen, welche allerdings die zahlreichsten und lehrreichsten Beispiele für Metaplasien liefern, sind auch die übrigen Gewebe als Zeugen in der uns beschäftigenden Frage heranzuziehen.

Platte Epithelzellen können durch veränderte Bedingungen veranlaßt werden, sich in kubische oder zylindrische Elemente umzuwandeln, wie umgekehrt Zylinderzellen sich auch abplatten können. In dem später genauer beschriebenen Fall der Linsenregeneration wachsen z. B. Pigmentzellen des Irisrandes, welche vom Epithel des sekundären Augenbechers, also von der Wand des ersten embryonalen Hirnbläschens abstammen, zu langen Linsenfasern aus. Indifferente Epithelzellen können sich ferner in diese oder jene Art von Sinneszellen differenzieren, wie die im Kapitel XXV besprochenen Erscheinungen der Regeneration und Heteromorphose lehren, und umgekehrt können Sinneszellen wieder ihren spezifischen Charakter verlierend, z. B. beim Abtrennen von ihren Sinnesnerven, zu indifferenten Epithelzellen werden (siehe das Beispiel der Degeneration der Geschmacksknospen, p. 550).

Digitized by Google

Selbst den Charakter eines Gallertgewebes können Epithelzellen durch Metamorphose annehmen, wobei an die Umwandlungen im Schmelzorgan der Säugetiere erinnert sei. Hier scheiden ursprünglich polygonale Epithelzellen eine gallertartige Grundsubstanz aus und wandeln sich selbst in sternförmige Zellen mit langen, untereinander anastomosierenden Ausläufern um. So entsteht die Schmelzpulpa, welche sich in nichts von einem Gallertgewebe unterscheiden läßt.

Ueberhaupt ist ja das Epithelgewebe, wie uns die Entwicklungsgeschichte auf das deutlichste lehrt, das Muttergewebe, aus dem sich die übrigen Gewebsformen direkt oder indirekt herleiten. Aus den primären Keimblättern, die nichts anderes als embryonale Epithellagen sind, entsteht das Gallertgewebe, wie sich besonders klar bei Ctenophoren und Echinodermenlarven verfolgen läßt; aus ihnen leitet sich ferner das Muskelgewebe her, nicht minder das Nervengewebe. Für die Entstehung der Gewebe bilden die Cölenteraten einen hochinteressanten Tierstamm; bei ihnen liegen zum Teil Muskel- und Ganglienzellen noch in der äußeren und inneren Epithelschicht des Körpers, in dem Ektoderm und Entoderm, und können daher auch als Epithelmuskelzellen und Epithelnervenzellen bezeichnet werden. Auch läßt sich hier in schöner und lehrreicher Weise verfolgen, wie die Epithelmuskelzellen sich aus dem Verbande mit dem Epithel allmählich ablösen und zu einem selbständigen, in das Mesenchym eingeschlossenen Muskelgewebe (quergestreiften Muskelblättern und Muskelfasern) werden.

Metaplasien setzen in der Regel einen noch jugendlichen, weniger scharf fixierten Charakter der Zellen voraus; daher sie am häufigsten während des embryonalen Lebens zu beobachten sind. Wenn dagegen die Zellen schon nach einer vorausgegangenen längeren Entwicklung und nach ihren konstant gewordenen Beziehungen zu den übrigen Teilen des Körpers (vgl. p. 518) auf eine ganz bestimmte Funktion eingestellt und dementsprechend durch Ausbildung feststrukturierter Protoplasmaprodukte hochgradig differenziert sind, so behalten sie dann auch den erworbenen Charakter mit größerer Zähigkeit fest. Dann liefern während des Wachstums eines Gewebes die Zellen bei ihrer Teilung nur wieder Tochterzellen ihresgleichen, wie Epithel-, Bindegewebs-, Knorpel-, Muskelzellen u. a. Hierdurch sind viele Forscher und besonders pathologische Anatomen zur Annahme eines Gesetzes der Spezifizität der Zellen und zu dem Satz: Omnis cellula e cellula ejusdem generis" veranlaßt worden (vgl. p. 534). Daß derselbe einer näheren Erläuterung und Einschränkung bedarf, ist schon an verschiedenen Stellen der allgemeinen Biologie gezeigt worden.

Aber auch bei hochgradig differenzierten Zellen kann gelegentlich noch eine Metaplasie erfolgen, doch in diesem Fall gewöhnlich nur in der Weise, daß die unzweckmäßig gewordenen Strukturen zuvor zerstört werden, ehe eine neue an ihre Stelle tritt. Knorpelgrundsubstanz wird aufgelöst, ehe bei der Entstehung von Knochen auf knorpeliger Grundlage leimgebendes Knochengewebe an seine Stelle tritt. Ebenso wird Knochengewebe, wenn seine Architektur nicht mehr der veränderten Beanspruchung genügt, wieder zerstört und durch neu geordnete Knochenbälkchen ersetzt. Zerstörung und Wiederaufbau greifen hier naturgemäß ineinander. Ein großartiges Beispiel dieser Art liefert der als Histolyse bekannte Vorgang in der Metamorphose der Insekten, wenn während des Puppenstadiums der Körper der Raupe in den des Schmetterlings umgebaut wird.

Digitized by Google

b) Die pathologische Gewebsmetamorphpse.

Metaplasien spielen auch bei krankhaften Prozessen im Körper eine große Rolle. Alle Lehrbücher der allgemeinen Pathologie beschäftigen sich daher sehr eingehend mit ihnen. Nach starken Aderlässen verliert das gelbe Knochenmark seinen Fettgehalt und gewinnt das Aussehen von Schleimgewebe.

„Bei Arthritis fungosa (Fig. 394) verflüssigt sich die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels zu einer mucinhaltigen Gallerte; es wandeln sich die dadurch frei werdenden Knorpelzellen in sternförmige, untereinander anastomosierende Zellen um, so daß ein Gewebe entsteht, das in seinem Bau dem Schleimgewebe oder dem Stützgewebe des Knochenmarks entspricht.“

Bei intensiven Ernährungsstörungen werden manche Organe und Gewebe von der amyloiden Entartung befallen; es entsteht eine eigentümlich wachsartig glänzende Substanz, ein modifizierter, durch charakteristische Reaktion ausgezeichneter Eiweißkörper, der an Stelle der normalen Intercellularsubstanzen zur Ablagerung kommt. Denn „die amyloide, degenerative Metaplasie ist eine lediglich auf die Bindesubstanzen beschränkte Erkrankung. Sie beginnt entweder in der Wand und der scheidenartigen Umhüllung der Kapillaren oder in den glashellen Säumen verdichteter Bindesubstanz, womit das Stroma sich gegen die eingeschlossenen, spezifischen Parenchymteile abgrenzt; und nicht die Muskelfasern selbst sind es, die amyloid degenerieren, sondern das sogenannte Perimysium internum und die Kittsubstanz zwischen ihnen, ebenso in der Leber nicht die Zellen, sondern das Stroma, und in der Milz und den Lymphdrüsen nicht die Pulpa und Lymphzellen, sondern die Gerüstbälkchen.“

Fig. 394. **Metaplasie des Knorpels in retikuliertes Gewebe bei Arthritis fungosa.** Vergr. 400-fach. Nach Ziegler. *a* Hyaliner Knorpel. *b* Aus verzweigten Zellen bestehendes Gewebe. *c* Durch Auflösung der Knorpelgrundsubstanz frei gewordene Knorpelzellen in Schleimgewebszellen übergehend.

Bei der Addisonschen Krankheit füllen sich die Zellen des Rete Malpighii mit Pigment, so daß die Haut eine eigentümliche Bronzefärbung (Bronzeskin) gewinnt.

Sehr häufig sind abnorme Kalkablagerungen in den Arterienwänden älterer Individuen und in vielen Knorpeln. Rippenknorpel zeigen im Alter die bekannte faserige oder asbestartige Zerklüftung der Intercellularsubstanz.

In ähnlicher Weise treten bei pathologischen Prozessen noch vielfach Veränderungen im Stoffwechsel ein, welche mit Bildung oder An-

Digitized by Google

sammlung abnormer Stoffe und mit ihrer Abscheidung im Protoplasma der Zellen oder in der Zwischensubstanz verbunden sind. Hier werden allerdings meist die Gewebe in schädlicher Richtung verändert, so daß alle diese Metaplasien den Charakter der Degeneration an sich tragen.

B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich außer in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern.

Bei Untersuchung der Frage, an welchen Stellen des Körpers im ausgebildeten Zustand Kernteilungsfiguren vorkommen, fällt es auf, daß solche in Zellen, die mit einer spezifischen Funktion betraut sind, solange sie normal fungieren, fast stets vermißt werden. Nach den umfassenden, mit den zuverlässigen Mitteln der modernen Färbungsmethoden ausgeführten Untersuchungen von Bizzozero finden in den sezernierenden Zellen der verschiedensten Drüsen keine Kernteilungen statt. Noch weniger ist dies bei Ganglienzellen der Fall. Ebenso werden die Eizellen, wenn sie in das Stadium treten, in welchem sie Reservestoffe aufzuspeichern beginnen, absolut unfähig zur Teilung. Sie wachsen oft zu einer gewaltigen Größe heran, vermehren sich aber nicht mehr. Auch nimmt der Kern als Keimbläschen eine Beschaffenheit an, welche ihn ebenfalls als wenig geeignet zur Teilung erscheinen läßt.

Daß im Leben der Eizelle Zeiten sehr lebhafter Vermehrung und Zeiten von Teilungsunfähigkeit abwechseln, läßt sich in eklatanter Weise besonders bei Untersuchung der Eiröhren von Nematoden feststellen. In ihnen sind drei verschiedene Abschnitte, als Keimzone, Wachstumszone und Reifezone zu unterscheiden. In der Keimzone findet man die Ureier in außerordentlich lebhafter Vermehrung. In der Wachstumszone dagegen ist ihre Vermehrungsfähigkeit vollkommen erloschen: keine einzige Mitose ist mehr aufzufinden, dagegen beginnen jetzt die Zellen durch Aufspeicherung von Dottermaterial zu wachsen. Erst mit Abschluß des Wachstums kehrt die Fähigkeit zur Kernsegmentierung in der Reifezone wieder, indem das Keimbläschen aufgelöst, aus einem Teil seines Inhalts die Polspindel und darauf die erste Polzelle gebildet wird.

Angesichts derartiger Beobachtungen läßt sich die Frage aufwerfen: Durch welche Ursachen werden Zellen oft während langer Zeiträume in einen Zustand der Teilungsunfähigkeit versetzt? — Die Antwort scheint uns nahe zu liegen, wenn wir beachten, daß Teilungsunfähigkeit besonders bei solchen Zellen beobachtet wird, welche in energischer Weise eine bestimmte, spezifische Funktion ausüben, sei es daß sie als Drüsenzellen Sekret abscheiden, oder als Ganglienzellen vom Nervenstrom erregt werden, oder als Eizellen Nahrungsmaterial für die Zukunft aufspeichern etc. Wie uns scheint, wird hier alles in die Zelle aufgenommene Nährmaterial einseitig nur für die Zwecke derjenigen Funktion verwandt, auf welcher die Eigenart der betreffenden Zelle beruht, während das Wachstum des Idioplasma dabei zurückgedrängt wird. *Mit der Arbeitsteilung ist daher besonders für die Zellen, welche eine intensive Arbeit leisten, dabei einem leichteren Zerfall ausgesetzte Plasmaprodukte bilden und einen spezifischen Stoffwechsel unterhalten, eine Abnahme ihrer Vermehrungsfähigkeit verbunden. Die mehr indifferent gebliebenen Zellen des Körpers dagegen bewahren ihre Teilfähigkeit mehr oder minder.*

Digitized by Google

Nach dem Mitgeteilten stehen offenbar formative und reproduktive Prozesse in einer gewissen Abhängigkeit voneinander, indem der eine Prozeß den anderen ausschließt. Es ist dies ein sehr wichtiger Punkt, der uns zur Erklärung für viele Erscheinungen bei der Entwicklung und dem Wachstum der Pflanzen und Tiere dienen kann. Als solche sind bei den Pflanzen zu nennen die Beschränkung des Wachstums auf einzelne Vegetationspunkte und Schichten von embryonal, d. h. teilfähig gebliebenen Zellen (Cambiumschicht). Entsprechendes findet sich bei Tieren, bei denen auch von bestimmten Stellen des Körpers und der einzelnen Organe das Weiterwachstum, wenn auch nicht in so ausgeprägter Form wie bei den Pflanzen, bewirkt wird. Dagegen hört in allen Körperteilen, wo volle histologische Differenzierung eingetreten ist, die Teilbarkeit der Zellen mehr oder minder auf.

Auch bei den oben als Atrophie und Hypertrophie beschriebenen Zuständen lassen sich Beziehungen zwischen formativer und reproduktiver Tätigkeit feststellen. In leichteren Graden der Atrophie und der Hypertrophie, welche man dann als einfache bezeichnet, bleiben die Veränderungen auf die Protoplasmaprodukte allein beschränkt. Bei allen Ursachen indessen, welche in intensiver Weise in den normalen Verlauf der Stoffwechsels der Zelle eingreifen, bei nutritiver Reizung der Zelle, wie sich Virchow ausdrückt, werden außer den Plasmaprodukten auch die bildenden Substanzen der Zelle selbst, Protoplasma und Kern, in Mitleidenschaft gezogen. Mehr oder minder lebhafte Vermehrungsprozesse beginnen alsdann infolge der veränderten Existenzbedingungen in einem Gewebe aufzutreten, sowohl bei höheren Graden von Atrophie als von Hypertrophie. Im einen Fall redet man von einer Wucheratrophie, im andern Fall von einer Hyperplasie (Virchow).

4. Wucheratrophie.

Atrophie, verbunden mit Vermehrung der Kerne, beobachtete Flemming beim Fettgewebe. Bei langsam eintretendem, aber über längere Zeit sich ausdehnendem Fettschwund infolge ungenügender Ernährung fand er in vielen Fettläppchen den größten Teil der Zellen, deren Fettgehalt stark herabgesetzt war, mit zwei, drei oder vier Kernen versehen, welche in der den Fetttropfen einschließenden Protoplasmahülle verteilt waren. Bei starker Nahrungsentziehung und akuten Krankheitsattacken tritt nach den Untersuchungen von Flemming — bei Tieren schon nach wenigen Tagen — eine hochgradige Wucherung der Kerne zugleich mit dem Schwund und Zerfall des Fetttropfens auf; um die einzelnen Kerne sammelt sich das gleichfalls vermehrte Protoplasma an und grenzt sich ab, so daß es aussieht, als ob innerhalb der mit Serum und Fettkügelchen erfüllten Membran der Fettzelle sich eingedrungene Lymphkörperchen befänden.

In ähnlicher Weise treten Kernwucherungen in der degenerierenden Muskel- und Nervenfaser auf. Dort sind es die Kerne der Muskelkörperchen, hier der Schwannschen Scheide. Beim Muskelprimitivbündel entstehen so auf vorgeschrittenen Stadien der Degeneration innerhalb des unveränderten Sarkolemmschlauches kernhaltige Protoplasmamassen, welche mehr oder minder voneinander isoliert sind; sie nehmen, wenn die kontraktile Muskelsubstanz die Querstreifung verloren hat und in einzelne Schollen zerfallen ist, diese zum Teil in sich auf

Digitized by Google

und beschleunigen ihren weiteren Zerfall und ihre Resorption. In ähnlicher Weise treten Zellen, die durch Wucherung der Kerne der SCHWANNschen Scheide und des sie umhüllenden Protoplasma entstanden sind, in den mit den Zerfallsprodukten des Achsenzylinders und der Myelinscheide erfüllten Neurilemmschläuchen auf und vermitteln ihre Resorption. — Ebenso wurden Kernwucherungen bei der Atrophie der Geschmacksknospen beobachtet.

Hieraus läßt sich der allgemeine Schluß ziehen: Während bei höheren Graden der Atrophie die spezifischen Strukturen, auf denen die Eigenart der einzelnen Gewebe beruht, zugrunde gehen, bleiben die Zellen selbst nicht nur als solche erhalten, sondern ihre Kerne werden sogar durch den Zerfallsprozeß der Protoplasmaprodukte und durch den veränderten Stoffwechselprozeß noch zu Wachstum und zu wiederholter Teilung angeregt.

5. Hyperplasie.

Wie bei der Atrophie ist auch bei der Hypertrophie die Veränderung an den Plasmaprodukten in gewissen Fällen mit einer Vermehrung der Kerne verbunden. Man bezeichnet sie dann als eine Hyperplasie. Sie scheint besonders in den Fällen zustande zu kommen, in denen die Inanspruchnahme der hypertrophierenden Organe, wie einzelner Drüsen und Muskeln, eine übermäßig große ist.

Bei Exstirpation der einen Niere oder eines großen Teiles der Leber, der Schilddrüse, der Speicheldrüse werden in dem zurückgebliebenen Teil außer der nachweisbaren Vergrößerung der Drüsenzellen selbst auch Kernteilungsfiguren und Wucherungen einzelner Elemente eine Zeitlang wahrgenommen. Bei häufig und stark in Anspruch genommenen Muskeln treten in einzelnen Primitivbündeln die Muskelkörperchen gleichfalls in Vermehrung ein. So entstehen vergrößerte, besonders kernreiche Fasern, welche wahrscheinlich zu einer Vermehrung der Fasern auf dem Wege der Längsspaltung führen, zu einer Hyperplasie des Muskelgewebes. Die Vermehrung der Zellen ist hier durch andere Reize als bei den Prozessen der Atrophie herbeigeführt und bleibt im Verhältnis zu ihnen auch auf einen viel geringeren Grad beschränkt.

6. Degeneration und Tod der Zelle (Nekrose).

Auch wenn ein vielzelliger Organismus selbst noch in voller Lebenstätigkeit steht und von der Zeit weit entfernt ist, wo er dem Untergang verfallen ist, können doch gleichwohl einige seiner Zellen allmählich oder plötzlich infolge lokaler Störungen und ungünstiger Lebensbedingungen absterben. Die eingetretene Degeneration kann man gewöhnlich an einigen charakteristischen Veränderungen sowohl des Protoplasma als des Kerns erkennen. Das Protoplasma der Zellen wird trüber. Es treten in ihm kleinere und größere Körnchen auf, die wie Fett glänzen und sich auch wie dieses durch Osmiumsäure schwärzen. Auf experimentellem Wege haben OSCAR und RICHARD HERTWIG solche Veränderungen häufig an Eizellen, die befruchtet waren und sich furchten, dadurch hervorgerufen, daß wir sie der Einwirkung dünner Lösungen von Chloralhydrat, Morphium, Chinin etc. kurze Zeit aussetzten. Wenn der Grad der Einwirkung so war, daß sich die Eier, wenn auch in etwas verlangsamter und gestörter Weise, noch weiter entwickeln konnten, so wurde

Digitized by Google

nach 12 oder 24 Stunden doch immer ein verändertes Aussehen des Dotters durch Auftreten fettglänzender Körnchen beobachtet. Die Körnchen nahmen noch einige Zeit an Größe zu, vielleicht indem sie untereinander verschmolzen. Oefters wurde auch bemerkt, daß, wenn die Körnchen in größerer Menge vorhanden waren, sie vom übrigen Protoplasma ausgestoßen wurden.

Der Prozeß der Degeneration hat nach einiger Zeit auch eine veränderte Struktur des Kerns zur Folge. Namentlich das Nuklein erfährt eigentümliche Veränderungen, welchen FLEMMING den Namen der Chromatolyse gegeben hat. Jetzt wird gewöhnlich der Name „Pyknose" für degenerierte Kerne gebraucht. Geeignete Organe zu ihrer Untersuchung sind namentlich die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen. Neben Elementen, die hier in lebhafter Neubildung und raschem Wachstum begriffen sind, findet man häufig entweder Eifollikel (Follikelatresie) oder Samenbildungszellen aus unbekannten Ursachen in Degeneration begriffen, wie FLEMMING und HERMANN bei Säugetieren und Amphibien, O. HERTWIG an Ei- und Samenröhren von Ascaris nachgewiesen haben. An den Kernen geht das Gerüst zugrunde. „Das Chromatin erscheint", wie FLEMMING bemerkt, „diffus im Kern verteilt und verdeckt jede Struktur desselben; dieser tingierbare

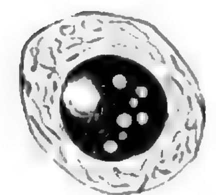


Fig. 395. **Chromatolyse von Zellkernen.** A Samenzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von Salamandra maculata. Nach FLEMMING.

B Zwischenkörperchen (corps résiduel) aus dem Hoden oder Eierstock von Ascaris megalocephala. Nach HERTWIG.

Klumpen (Fig. 395) ist mehr oder weniger von Vakuolen durchsetzt, unter denen eine besonders groß und an die Peripherie gelagert zu sein pflegt. Andere solcher Kerne finden sich, an denen eine randständige Vakuole stark vergrößert ist, wobei oft einzelne kleine chromatische Brocken an ihrem freien Rande liegen. In noch anderen ist der Chromatinklumpen verkleinert und besonders stark färbbar; wieder andere zeigen gar nichts mehr von der Vakuole, nur einen großen chromatischen Klumpen und viele, sehr kleine solcher im Zellenleib verstreut. Die Zelle ist in solchem Falle verkleinert. Endlich findet man auch vielfach kleine Zellkörper, die nur verstreute chromatische Körnchen und gar keinen größeren Kernrest enthalten."

Derartig verkümmerte Zellen mit ganz desorganisierten Kernen sind in Fig. 395 abgebildet. A ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von Salamandra, B eine Keimzelle von Ascaris, wie sie sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen corps résiduel oder Zwischenkörperchen bekannt ist. — WASIELEWSKI hat durch Injektion von Terpentin in den Hoden von Säugetieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der chromatolytischen Degeneration (Pyknose) auf experimentellem Wege versetzen können. Massenhaft aber treten Zellen mit pyknotischen Kernen besonders im Hirn und Rückenmark von Amphibienlarven auf, die sich aus befruchteten, mit Radium während längerer Zeit bestrahlten Eiern entwickelt haben.

Digitized by Google

NEUNZEHNTES KAPITEL.

Die Theorie der Biogenesis.

I. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

In den vorausgegangenen Kapiteln XIV—XVIII und besonders in Kap. XVII wurden in mehr theoretischer Weise die allgemeinen Grundsätze aufgestellt, von denen aus sich die Differenzierung gleichartiger Zellen in verschiedene Gewebe und Organe begreifen läßt. Die Grundsätze im einzelnen zu prüfen und zu erläutern, sowie das empirische Beweismaterial für ihre Gültigkeit herbeizuschaffen, wird die Aufgabe der folgenden Abschnitte sein. Sie handeln teils von den äußeren, teils von den inneren Faktoren, durch welche Zellenaggregate zu Sonderungsprozessen veranlaßt werden. Die Beispiele sind sowohl dem Pflanzen- wie dem Tierreich entnommen und aus der schon ziemlich umfangreichen, aber sehr zerstreuten Literatur so ausgewählt, daß sie uns ein ungefähres Bild von der ungeheuren Mannigfaltigkeit aller Faktoren geben, welche für die Umformung der Zellen und für die Bildung von Geweben und Organen in Betracht kommen.

Obwohl die inneren Faktoren für den Ablauf der Entwicklung und ihr Ergebnis weitaus die wichtigsten sind, so wollen wir sie doch erst an zweiter Stelle besprechen, da ihr Verständnis größere Schwierigkeiten bereitet. Wir beginnen daher mit den äußeren Faktoren.

Infolge seines beständigen Verkehrs mit der Außenwelt, auf welchem der Lebensprozeß beruht, muß sich der Organismus unzähligen Bedingungen anpassen. Schwerkraft und mechanische Kräfte, wie Zug und Druck, Licht und Wärme und alle die zahllosen chemischen Kräfte, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, üben ihren Einfluß auf ihn aus und beherrschen seine Gestaltbildung. Nur in seltenen Fällen läßt sich die Wirksamkeit eines einzelnen Faktors rein für sich erkennen. Meist handelt es sich um komplizierte Faktoren, unter deren Einfluß sich der Organismus befindet.

Endlich sind neben den Einwirkungen der unbelebten Natur auch noch solche zu erwähnen, welche dadurch entstehen, daß zwei Organismen mit ihren etwas verschiedenen Lebensprozessen in Beziehung zueinander treten. Hierher gehören die Verbindungen zweier oder mehrerer Organismen durch Pfropfung, die Erscheinungen der Bastardbefruchtung, die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus und endlich das Zusammenleben artverschiedener Zellen teils in normal physiologischen Symbiosen, teils in pathologischen Organisationen wie in den krankhaften Geschwülsten.

Digitized by Google

Wir werden die hier angeführten verschiedenartigen Einwirkungen der Außenwelt im einzelnen der Reihe nach genauer besprechen und mit der Schwerkraft beginnen.

1. Die Schwerkraft.

Die Gravitation ist die allgemeinste Naturkraft, unter deren Einfluß sich jeder Körper fortwährend befindet und welcher sich keiner entziehen kann. Unorganische und organische Körper sind jederzeit bestrebt, sich ihrer Schwere nach im Raume zu orientieren, und wo die Orientierung unterbleibt, hängt es jedesmal von besonderen Bedingungen ab, welche ihren Eintritt unmöglich gemacht haben. So kann man durch Stützen oder durch magnetische Kraft oder durch Reibung etc. verhindern, daß ein Körper die seiner Schwere entsprechende Lage im Raume einnimmt. Aber „aufheben" kann niemand die Wirkung der Schwerkraft, welche, allgegenwärtig, nur in ihrer momentanen Aeußerung gehindert werden kann.

Im Bau der Pflanzen und der Tiere läßt sich der Einfluß der Gravitation daher auch in vielfacher Beziehung nachweisen, besonders deutlich bei den Pflanzen.

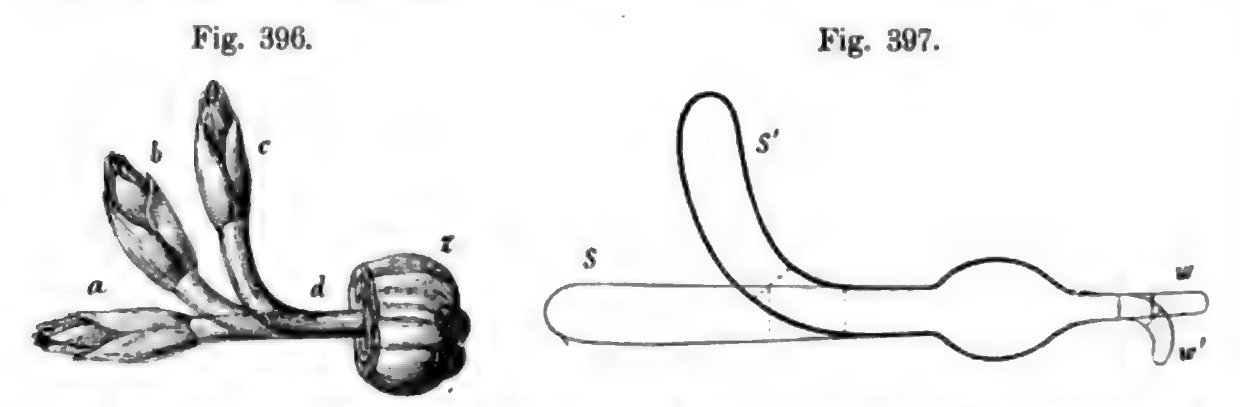


Fig. 396. **Austreibender Blütensproß der Kaiserkrone (Fritillaria imperialis).** Nach Sachs. Der obere Teil der Zwiebel *Z* ist ringsum weggeschnitten, um den unteren Teil des Schaftes *d* freizulegen. Dann wurde die Pflanze horizontal gelegt, und nach etwa 20 Stunden erhob sich der anfangs gerade Sproß *a* durch *b* in die Lage *c*.

Fig. 397. Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung. Nach Sachs. *s s'* Sproß, *w w'* Wurzel.

Wie Sachs auf Grund ausgedehnter Untersuchungen bemerkt, „besitzen die Pflanzen eine Empfindlichkeit, man möchte fast sagen eine Wahrnehmung davon, unter welchem Winkel ihre Organe von der Vertikalen ihres Standortes geschnitten werden. Sie sind empfindlich für die Richtung, unter welcher die Gravitation auf jedes ihrer Organe einwirkt, und zwar unabhängig von dem Gewicht und etwaigen Druck. Sie besitzen für die Schwere eine Empfindung, wie wir für das Licht und für die Wärme, während uns eine unmittelbare Wahrnehmung der Gravitation völlig abgeht; denn wir selbst nehmen diese nur durch die Wirkungen des Gewichtes und des Druckes wahr."

Man kann sich von dieser Eigenschaft der Pflanzen durch ein sehr einfaches Experiment überzeugen. Man braucht nur einen Blumentopf, in welchem sich eine in lebhaftem Wachstum begriffene Pflanze befindet, umzulegen, so daß jetzt ihr Stamm aus der vertikalen in eine horizontale Lage gebracht ist (Fig. 396 und 397). Nach kurzer Zeit bemerkt man,

wie die noch wachsenden Pflanzenteile wieder in die ihnen naturgemäße Richtung zum Erdradius zu kommen suchen, während die schon ausgewachsenen und verholzten Teile die ihnen aufgedrungene Lage beibehalten. Die Sproßachse (*a*) beginnt, wie die nebenstehende Figur zeigt, nach einiger Zeit sich nach oben (*b* und *c*) zu krümmen und in der Krümmung so lange fortzufahren, bis ihre Wachstumsrichtung wieder mit der Vertikalen zusammenfällt. In entgegengesetzter Richtung krümmt sich die Spitze der Hauptwurzel nach abwärts (Fig. 397) und nimmt so allmählich auch wieder ihre ursprüngliche Lage und Wachstumsrichtung ein. Man nennt die Reaktion der Pflanze, vermöge deren sie die Lage ihrer Teile immer in der Richtung des Erdradius zu orientieren bestrebt ist, den Geotropismus. In den geotropischen Erscheinungen erblickt SACHS „Reizwirkungen, dadurch veranlaßt, daß die Organe jede Lageveränderung gegen die Richtung der Gravitation empfinden und dadurch zu Bewegungen veranlaßt werden, welche erst dann aufhören, wenn sie ihre ursprünliche Richtung wiedererlangt haben“. In dem senkrechten Wuchs eines Kornhalms oder eines Baumschaftes wie der Tanne gibt sich die richtende Wirkung der Gravitation zu erkennen; dadurch gewinnen die Pflanzen eine statische Gleichgewichtslage, eine lotrecht aufgebaute Achse, um welche dann wieder die horizontal oder schräg aus ihr hervorwachsenden Seitensprosse angeordnet sind.

Neuerdings haben auch zwei Forscher, NĚMEC und HABERLANDT, gleichzeitig bei den Pflanzen Einrichtungen entdeckt, welche nach ihrer Meinung der Schwerkraftswirkung dienen. Es sind die Statocysten, Zellen, welche eine Anzahl beweglicher Stärkekörner, die passiv dem Zug der Schwere folgen, als Statolithen einschließen. Sie finden sich stets in den geotropisch reizbaren Organen, in den Wurzelspitzen und in den Stengeln und Blattstielen, wo sie einen einschichtigen Hohlzylinder, die sogenannte Stärkescheide, bilden.

Die Wirkungsweise der Statocysten denkt sich HABERLANDT in der Weise, daß ihre „wandständigen Plasmahäute für den Druck der auf ihnen lagernden Stärkekörner in verschiedenen Graden empfindlich sind, und daß diese Empfindlichkeit so abgestimmt ist, daß in der geotropischen Gleichgewichtslage der Druck der Stärkekörner auf die physikalisch unteren Plasmahäute nicht empfunden oder wenigstens nicht mit einer Reizbewegung beantwortet wird. Bringt man jedoch das Organ aus seiner Gleichgewichtslage heraus, wird z. B. ein aufrechter Stengel, eine abwärts wachsende Wurzel horizontal gelegt, so sinken die Stärkekörner auf die nunmehr nach unten gekehrten Plasmahäute hinüber, und der dadurch ausgeübte neue und ungewohnte Reiz löst eine geotropische Krümmung aus, die das Organ in die Gleichgewichtslage zurückführt.

Die Zellen mit den sensiblen Plasmahäuten und den umlagerungsfähigen Stärkekörnern sind demnach „die Sinneszellen für den Schwerkraftreiz“.

Auch in der inneren Struktur der Pflanzen hat der beständige Einfluß der Schwerkraft bis zu einem gewissen Grade einen polaren Gegensatz hervorgerufen, auf welchen VÖCHTING aufmerksam gemacht hat. Unter Polarität versteht man bei den Pflanzen, wenn wir uns der von GOEBEL gegebenen Definition anschließen, die Tatsache, daß die Organbildung an der „Spitze“ und der „Basis“, z. B. einer Sproßachse oder einer Wurzel, verschieden ist. Die Spitze ist gegeben durch den Vegetationspunkt, die Basis durch das ihm abgekehrte Ende.

In das Polaritätsproblem ist ein tieferer Einblick zuerst durch Experimente gewonnen worden, welche HANSTEIN, VÖCHTING, KNY u. a. in sinnreicher Weise ausgeführt haben.

Bei sehr vielen Pflanzen, wie bei Weiden und Pappeln, kann man jeden beliebigen Zweig durch Querschnitte in viele einzelne Teilstücke zerlegen, von denen jedes als Steckling, unter günstige Bedingungen gebracht, wieder zu einer vollständigen Pflanze auszuwachsen imstande ist. Das Gelingen derartiger Experimente ist aber an die Bedingung geknüpft, daß jeder Steckling in richtiger Weise zur Schwerkraft orientiert ist. An jedem Teilstück sind nämlich die Schnittflächen der beiden Enden einander nicht gleichwertig, sondern zeigen gewissermaßen denselben polaren Gegensatz zueinander ausgeprägt, welchen man an der ganzen Pflanze, zwischen dem zenitwärts und erdwärts wachsenden Ende, zwischen Sproßspitze und Wurzelspitze findet. VÖCHTING bezeichnet daher auch die der Spitze zugewendete Schnittfläche eines Zweiges als Spitze und das entgegengesetzte Ende als Basis. Ein Zweig, den man in viele Stücke quer durchschneidet, verhält sich ähnlich wie ein Magnet, den man in Stücke bricht, von denen jedes ebenfalls einen Nordpol und einen Südpol unterscheiden läßt.

Der polare Gegensatz an einem beliebig herausgeschnittenen Stück eines Zweiges gibt sich bei der weiteren Entwicklung darin zu erkennen, daß an seiner Basis, mag sie erdwärts oder zenitwärts gerichtet sein, die Knospen sich zu Wurzeln umbilden, während an der Spitze sich die Augen zu Trieben entwickeln.

Das Experiment stellt man in der Weise an, daß man entweder die Basis in die feucht gehaltene Erde eines Blumentopfes mehrere Zentimeter tief einsenkt und mit einer darüber gestülpten Glasglocke bedeckt oder daß man das Stück in einem Glashafen, dessen Atmosphäre feucht gehalten wird, mit seiner Basis nach abwärts gekehrt, aufhängt.

Wäre das Teilstück seiner Länge nach gleichartig organisiert, so daß die beiden Schnittenden sich nicht voneinander unterschieden, so müßten an der Spitze des Stückes, wenn sie nach abwärts gekehrt würde, unter dem Einfluß der Schwerkraft Wurzeln und an der Basis Sprosse entstehen. Da dies nicht geschieht, so muß man folgern, daß dem entwickelten Pflanzenteile durch den beständigen Einfluß der Schwerkraft eine polare Organisation aufgeprägt worden ist, die sich dann darin kundgibt, daß auch an den verkehrt orientierten Enden Wurzeln statt Sprosse an der Basis und Sprosse anstatt Wurzeln an der Spitze zum Vorschein kommen.

Allerdings macht sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung ein wichtiger Unterschied zwischen richtig orientierten und umgekehrten Stücken bemerkbar. Erstere gedeihen, treiben an der Basis ein immer kräftiger werdendes Wurzelwerk und an der Spitze Laubsprosse. Die umgekehrten Stücke dagegen gehen nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde.

„Ein Schwarzwerden und Eintrocknen der Rinde an der Basis zeigt", wie VÖCHTING beschreibt, „daß dort ein Zersetzungsprozeß vor sich geht, der sich dann allmählich mit verschiedener Schnelligkeit nach der Spitze hin fortsetzt. Während die jungen Triebe in der Nähe der Spitze noch frisch und grün sind, wird das Laub der weiter nach der Basis hin befindlichen schon gelb und fällt ab, ein Vorgang, dem dann bald das Eintrocknen der entsprechenden Rindenpartie des Mutterzweiges folgt. Dann ergreift der Zersetzungsprozeß auch die apikalen Partien

Digitized by Google

dicht über und in der Erde, und es bleiben endlich nur noch solche Spitzen lebendig, deren Knospen in der Erde aus-, dann über dieselbe gewachsen waren und nun grüne Laubblätter gebildet hatten. — Beim schließlichen Untersuchen der Zweige stellt sich heraus, daß in fast allen Fällen in der Erde Augen entwickelt, aber vor Erreichung der Oberfläche zugrunde gegangen waren. In den Fällen, in welchen sie über die Oberfläche gelangt waren, hatten sie in der Erde ihre eigenen Wurzeln gebildet und stellten nun normal aufrechtstehende Pflanzen dar. — Wenn an den Spitzen in der Erde Wurzeln erzeugt waren, so standen sie regelmäßig an Zahl, Stärke und Länge weit hinter denen zurück, welche die Basen der aufrecht gesetzten Zweige gebildet hatten. — Von allen diesen Erscheinungen war an den normal aufrecht gesetzten Zweigen nichts zu sehen. Sie hatten an ihren Basen kräftige Wurzelsysteme, an ihren Spitzen entsprechende Triebe gebildet und standen üppig und gesund zu der Zeit, als die verkehrt gesteckten längst zugrunde gegangen waren."

Es liegt die Frage nahe, ob eine ähnliche, durch den Einfluß der Schwerkraft bewirkte Polarität der Teile auch bei Tieren beobachtet werden kann. Nach den spärlichen, in dieser Richtung angestellten Versuchen läßt sich ein allgemeines Ergebnis noch nicht formulieren.

Bei Tubularia zeigen Stücke eines Zweiges nach später zu besprechenden Experimenten von Loeb wenigstens keine deutlich ausgesprochene Polarität. Basis und Spitze verhalten sich gleichartig, da an jedem Ende, je nachdem es nach abwärts oder nach oben gerichtet ist, Haftwurzeln oder ein Köpfchen regeneriert werden.

Auch Wetzel ist durch seine Pfropfungsversuche zu dem Ergebnis gelangt, daß der Körper von Hydra keine Polarität, wie sie Vöchting für die Pflanzen annimmt, besitzt. Denn als er an zwei Hydren die basalen Enden wegschnitt, sie mit den Schnittflächen zusammenpfropfte und später auch den Kopf bei einem Individuum entfernte, so entwickelte dieses jetzt an der Schnittfläche einen Fuß, der durch seine hohen Sekretzellen als solcher deutlich gekennzeichnet war.

Daß aber auch bei Tieren die Schwerkraft auf ihre Organbildung während der Entwicklung einen Einfluß ausübt, läßt sich durch genaues Studium des Froscheies nachweisen. Da es zu den polar differenzierten Eiern gehört, nimmt es bald nach der Befruchtung im Wasser eine feste Ruhelage nach der ungleichen Schwere der vegetativen und der animalen Hälfte der Kugel ein. Hierbei sind schon frühzeitig die Dottersubstanzen zu beiden Seiten einer Symmetrieebene angeordnet, die, weil sie sich zur Schwere lotrecht einstellt, auch als Gleichgewichtsebene bezeichnet werden kann. Zu ihr werden auf den einzelnen Entwicklungsstadien die sich anlegenden Organe normalerweise symmetrisch orientiert (Fig. 398). Der Urmund legt sich als Halbrinne so an, daß er von ihr in der Mitte halbiert wird; die Verwachsung der Urmundränder erfolgt wieder von vorn nach hinten in der durch sie bezeichneten Richtung. In gleichem Abstand von ihr und von der Urmundnaht erheben sich die Medullarwülste (Fig. 398 *mp*) und verschmelzen wieder in der mit der Symmetrieebene zusammenfallenden Naht des Rückenmarkes. Wenn man durch die verschiedenen Stadien des unter dem Einfluß der Gravitation sich normal entwickelnden Froscheies Schnitte hindurchlegt, durch die Keimblase, durch die Gastrula, durch Embryonen mit Rückenwülsten etc., so findet man immer die Dotter-

Digitized by Google

masse, die Urmundlippen, die ein Gewölbe bildende Decke des Urdarms, die Medullarplatte etc. zur Gleichgewichtsebene des Eies so genau orientiert, daß vollkommen symmetrische Bilder entstehen.

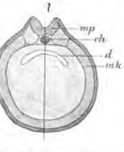


Fig. 398. **Querschnitt durch ein normal symmetrisch entwickeltes Froschei**, bei welchem sich die Medullarwülste (*mp*) in gleichem Abstand von der Gleichgewichts- und Symmetrieebene (*l*) anlegen. *ch* Chorda, *d* Darm, *mk* mittleres Keimblatt.

Die symmetrische Entwicklung des Eies wird sofort gestört, wenn man durch äußere Eingriffe dem richtenden Einfluß der Schwerkraft entgegenwirkt. Dies geschieht, wenn man das befruchtete Froschei zwischen zwei horizontal oder vertikal gestellten, parallelen Glasplatten durch Kompression zu einer dicken Scheibe etwas abplattet (Fig. 399). Dem richtenden Einfluß der Schwerkraft wird hierbei entgegengewirkt, einmal, weil die Scheibe nicht mehr so frei nach allen Richtungen wie die Kugel rotieren kann, und zweitens, weil infolge der Kompression die Eioberfläche auch die Reibung an der Eihaut zu überwinden hat. So kann das Ei tagelang auch in Lagen verharren, in welchen sein Inhalt nicht genau zu einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene orientiert ist. Da in dieser einen Beziehung das die Zellen ordnende Regulativ fehlt, wird häufig die Gestalt des Embryos eine mehr oder minder asymmetrische.

Anstatt besonderer Beschreibung genügt es, auf die Durchschnitte durch vier Froscheier hinzuweisen (Fig. 399), die auf vier verschiedenen Stadien der Entwicklung sich befinden, und deren auffällige Asymmetrie in den angegebenen Entwicklungsbedingungen ihre Erklärung findet.

Fig. 399. **Durchschnitte durch Froscheier**, die bald nach der Befruchtung zwischen zwei vertikal gestellten Glasplatten gepreßt und zu verschiedenen Zeiten in Chromsäure gehärtet wurden. A Ei auf dem Gastrulastadium. B und C Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste aufzutreten beginnen. B Querschnitt durch den Blastoporus. C Querschnitt in einiger Entfernung von demselben durch Medullarplatte und Chorda. D Querschnitt durch ein asymmetrisches Froschei mit Medullarplatte und Chorda. *pr* Urmundnaht, *bl* Urmund, *ch* Chorda, *np* Nervenplatte.

Am meisten wird dem richtenden Einfluß der Gravitation entgegengewirkt, wenn man die zwischen horizontalen Platten komprimierten Eier auf dem Stadium der Vierteilung umkehrt. Denn bei dieser Versuchsanordnung kommt die vegetative Hälfte der Scheibe der Schwere entgegen nach oben zu liegen und läßt sich in dieser Lage 1—2 Tage

Digitized by Google

erhalten, da die Umdrehung infolge der Teilung des Eies in 4 Stücke, infolge der Scheibenform und wegen der Reibung gehemmt und mehr oder minder unmöglich gemacht wird. Auf dem Stadium der Keimblase schieben sich allmählich die Dotterzellen mehr nach einem Rande der Scheibe hin und nehmen eine seitenständige Lage ein. Die durch die Gastrulation entstehende Decke des Urdarmes trägt die Urmundöffnung und später die Urmundnaht nicht in der Mitte des Gewölbes, sondern in noch höherem Grade als bei den vorher beschriebenen asymmetrischen Embryonen zur Seite geschoben. Die Urmundnaht erfolgt anstatt in einer geraden in einer mehr oder minder stark gezackten Linie.

Die Resultate der von mir angestellten Experimente konnte ich daher in die beiden Sätze zusammenfassen: „Wenn die Froscheier gezwungen werden, sich in Zwangslage zu entwickeln, sei es daß sie ihrer Schwere entgegen im Raum umgekehrt orientiert sind, sei es daß durch Kompression zwischen Glasplatten erzeugte Reibungswiderstände die Orientierung nach der Schwere behindern, so entstehen asymmetrische Embryonen mit ungleich entwickelten Körperhälften. Wie bei den Pflanzen, übt die Schwerkraft auch bei den Froscheiern einen gewissermaßen richtenden Einfluß auf die Zellen und auf ihre Anordnung zu beiden Seiten einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene aus."

Man kann daher mit SACHS sagen: „Alles, was im Pflanzen- und Tierreich mit den Begriffen Bauch- und Rückenseite, rechte und linke Flanke etc. irgendwie zusammenhängt, trägt den Stempel der Schwerkraft ins Organische übersetzt an sich."

2. Die Zentrifugalkraft.

In ähnlicher Weise wie die Schwere wirkt die Zentrifugalkraft. Sie bietet für Experimente sogar den Vorteil dar, daß man es in seiner Hand hat, die Kraft beliebig zu variieren. Entweder kann man dem Zentrifugalapparat, auf den man den zu untersuchenden Gegenstand bringt, eine verschieden starke Umdrehungsgeschwindigkeit geben, oder man kann den Radius des Kreises, in dessen Peripherie der Gegenstand rotiert, beliebig verlängern oder verkürzen. Wie durch die Gravitation, wird auch durch die Zentrifugalkraft eine Sonderung der Substanzen von ungleicher Schwere hervorgerufen, indem die schwersten sich am weitesten vom Umdrehungsmittelpunkt entfernen, die leichteren sich proximalwärts anordnen. Wenn die Zentrifugalkraft die Wirkung der Gravitation der Erde übertrifft, so muß sie natürlich auch einen stärker sondernden Einfluß auf organische Teile und auf Organismen ausüben, die aus Substanzen von verschiedener Schwere zusammengesetzt sind.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, ist es mir gelungen, die ersten Entwicklungsprozesse des Froscheies, dessen Dotterplättchen, Protoplasma und Zellkerne von verschiedener Schwere sind, von Grund aus umzuändern. Bei genügender Stärke der Zentrifugalkraft wird im befruchteten Ei der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Eihälfte noch vergrößert. Der Furchungsprozeß bleibt mehr und mehr auf die animale Hälfte beschränkt, weil die Kerne als die leichtesten Teile in der Nähe des animalen, der Umdrehungsachse zugekehrten Poles gewissermaßen festgehalten werden. Man kann auf diesem Wege schließlich die lokale, inäquale Furchung des holoblastischen Froscheies mehr oder minder in eine meroblastische

Digitized by Google

überführen (Fig. 400). Wenn nach 24 Stunden der Furchungsprozeß unter dem Einfluß der Zentrifugalkraft genügend weit fortgeschritten ist, findet man das Froschei wie das Ei eines Vogels aus einer kleinzelligen, die Blastulahöhle einschließenden Keimscheibe und einer ungeteilt gebliebenen, größeren Masse von Nahrungsdotter zusammengesetzt. Beide sind ziemlich scharf mit einer ebenen Fläche gegeneinander abgegrenzt. Die Uebereinstimmung geht sogar soweit, daß sich in der subgerminalen Schicht des Dotters vereinzelte Kerne eingelagert finden. Dadurch ist eine dem Dottersyncytium meroblastischer Eier vergleichbare Schicht entstanden. Auf Grund derartiger Experimente kann man wohl die Behauptung aufstellen und rechtfertigen, daß, wenn eine der unsrigen entsprechende Lebewelt auf einem vielmals größeren Planeten, als die Erde ist, existierte, sie unter dem Einfluß einer stärkeren Gravitation vielfach abgeänderte Züge in ihrer Organisation aufweisen müßte. So würden vielleicht die Eier mancher Tierklassen, wie der Amphibien oder der Accipenseriden, die sich bei der von der Erde ausgeübten Gravitation holoblastisch entwickeln, bei einer vielmals stärkeren Gravitationswirkung dem meroblastischen Typus folgen.

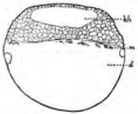


Fig. 400. **Froschei**, durch den Einfluß der Zentrifugalkraft während der Entwicklung gesondert in eine Keimscheibe und eine unentwickelt gebliebene Dottermasse mit einem Dottersyncytium, *kh* Keimblasenhöhle, *d* ungeteilter Dotter, *m* Merocyten.

Die Wirkungen der Zentrifugalkraft auf das tierische Ei sind auch noch an einigen anderen Objekten — so besonders von MORGAN, LILLIE, BOVERI — in den letzten Jahren studiert worden.

Fig. 401.

Fig. 402.

Fig. 403.

Fig. 401—403. **Drei Entwicklungsstadien von Eiern von Rana esculenta**, die mit dem animalen Pol nach außen 3½ Stunden zentrifugiert und darauf befruchtet wurden. Nach OSCAR HERTWIG.

Fig. 401. Stadium der Achtteilung. Die 4 am ursprünglich vegetativen Pol gelegenen Zellen sind klein und pigmentfrei, während aus der animalen Hälfte die 4 großen, pigmentierten Zellen entstanden sind.

Fig. 402 und 403. Morula und Blastula zweier in gleicher Weise zentrifugierter Eier mit Umkehr der Verhältnisse, wie sie für die animale und vegetative Hälfte unter normalen Verhältnissen typisch sind.

Durch geeignete Verwendung der Zentrifugalkraft läßt sich sogar eine vollständige Vertauschung der animalen mit der vegetativen Hälfte beim polar differenzierten Froschei herbeiführen. Da das Ei vor der

Digitized by Google

Befruchtung der Dotterhaut dicht und fest anliegt, kann es sich im Ganzen nicht drehen, wenn es mit dem animalen Pol nach außen gekehrt zentrifugiert wird. Wohl aber finden im Innern Verlagerungen statt, durch welche das leichtere Protoplasma und namentlich der weit leichtere Eikern in die ursprünglich vegetative Eihälfte hineingetrieben werden. Bei solchen Eiern bleibt, wenn sie vom Zentrifugalapparat genommen und befruchtet werden, der ursprünglich vegetative Pol nach oben gekehrt und spielt nun bei der weiteren Entwicklung die Rolle, welche unter normalen Verhältnissen dem animalen Pol zukommt. Es beginnt also an ihm der Furchungsprozeß. Die ersten Teilebenen treten in der Mitte der unpigmentierten, jetzt nach oben gekehrten Kugeloberfläche auf und schneiden von hier nach der pigmentierten, unten liegenden Hälfte durch. Bei vollständig gelungener Umkehr des Furchungsprozesses fallen auf dem Stadium der Achtteilung (Fig. 401) die nach oben gekehrten 4 Zellen sehr klein aus und sind pigmentfrei, während die abwärts gekehrten, vielmals größeren Zellen das Pigment enthalten. Und dementsprechend weicht dann auch das Morula- und Blastulastadium vom Normalei ab (Fig. 402 und 403). Am ursprünglich vegetativen Pol liegen die kleinen, pigmentfreien, am animalen Pol die großen, pigmentierten Zellen (Fig. 402). In der ursprünglich vegetativen Hälfte entsteht die Furchungs- und die Keimblasenhöhle (Fig. 403). Daß unter diesen Verhältnissen alle Kerne mit anderen Teilen des Eiinhalts als bei normalem Verlauf umhüllt sind und überhaupt die weitgehendsten Verschiebungen zwischen den Bestandteilen des Eiinhalts eingetreten sind, liegt auf der Hand. Es kann daher ohne Frage die gröbere Eistruktur, welche sich in der polaren Differenzierung, in der Verteilung des Pigments und anderer Substanzen erkennen läßt, ebenso wie ihr Verhältnis zu den aufeinanderfolgenden Kerngenerationen durch experimentelle Eingriffe in hohem Maße verändert werden, ohne daß die Entwicklungsfähigkeit des Eies in auffälliger Weise aufgehalten und geschädigt wird. Nach der Keimplasma- und der Mosaiktheorie dürfte dies nicht der Fall sein!

3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung.

Auf manche Gestaltungsprozesse bei Pflanzen und Tieren, auf die Richtung der Teilebenen der Zellen, auf ihre Form und Anordnung, ferner auf die Entstehung der sogenannten mechanischen Gewebe üben Faktoren, wie Druck, Zug etc., einen sehr wichtigen Einfluß aus, wenn sie in konstanter Richtung während längerer Zeiträume auf Zellverbände einwirken. Es liegt hier ein der Experimentierkunst besonders leicht zugängliches Gebiet vor.

a) Einwirkung auf sich teilende Zellen von Geweben.

Wie es nicht schwer ist, durch Druck und Zug die Form von Eiern zu verändern und dadurch zugleich auch die Richtung der Teilungsebene bei ihrer Bildung in gesetzmäßiger Weise zu beeinflussen (vgl. das neunte Kapitel [p. 260—263]), so läßt sich in ähnlicher Weise auch durch Zug und Druck die Richtung der Scheidewände von sich teilenden Zellen im Pflanzengewebe abändern. Zum Beweis können uns die interessanten, an der Kartoffel angestellten Experimente von Kny dienen.

Wenn man an einer Kartoffelknolle eine Schnittfläche anbringt, so wird an ihr nach 2 Tagen Wundperiderm gebildet. Hierbei kommen

Digitized by Google

die Scheidewände der sich teilenden Zellen mit wenigen Ausnahmen der Wundfläche genau oder annähernd parallel zu liegen. Der Grund dafür, daß diese Richtung bevorzugt wird, ist wohl darin zu suchen, daß die sich zur Teilung vorbereitenden Zellen wegen ihres festen Anschlusses an die benachbarten Gewebszellen sich nur nach der freien Fläche leicht ausdehnen und verlängern können.

Der Experimentator kann indessen die gewöhnliche Teilungsrichtung der Zellen durch Druck oder Zug verändern. Um dies zu erreichen, hat KNY aus einer großen Kartoffelknolle dünne Scheiben herausgeschnitten, hat sie darauf zusammengebogen und in einer feuchten Kammer zwischen zwei parallele Glasplatten gebracht, von welchen er die obere in zweckentsprechender Weise mit Grammgewichten belastete. Bei dieser Anordnung werden an der konvexen Fläche der Umbiegungsstelle der Kartoffelscheibe die Zellen in einer Richtung parallel zur Oberfläche gedehnt, dagegen an der konkaven Fläche von ihren Seiten her noch mehr zusammengepreßt als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

„Der Erfolg des Versuchs“, berichtet KNY, „war der erwartete. An der konkaven Seite waren die Teilungswände, welche die Bildung des Wundperiderms einleiteten, ebenso annähernd periklin (d. h. parallel zur Oberfläche) gerichtet wie an ebenen Wundflächen. An der konvexen Oberfläche sah ich bei den gelungensten der oben beschriebenen Versuche die meisten während des Versuchs entstandenen Wände antiklin gerichtet; neben diesen traten aber in größerer oder geringerer Zahl auch perikline und solche von mittlerer Stellung auf. In allen Versuchen, wofern bei denselben die Belastung der gebogenen Riemen bis zur äußersten zulässigen Grenze getrieben war, sprang der Unterschied in der vorherrschenden Richtung der Teilungswände an der konvexen und an der konkaven Wundfläche so deutlich in die Augen, daß eine ursächliche Beziehung zu Zug und Druck unverkennbar war.“

Man kann den Versuch auch in der Weise anstellen, daß man aus der Kartoffelknolle Riemen ausschneidet, vertikal aufhängt und mit Grammgewichten stark belastet. Auch hierbei zeigt sich nach einigen Tagen, daß die Zahl der neugebildeten antiklinen Wände die der periklinen erheblich übertrifft. In einem Versuch von KNY war das Verhältnis beider etwa wie 3 : 1.

Die angeführten Versuche werfen Licht auf die in der Natur zu beobachtende Erscheinung, daß Wasserpflanzen, wie Ranunculus fluitans, Potamogeton und andere, in schnell fließendem Wasser stärker in die Länge wachsen als im ruhigen Wasser. Wahrscheinlich wird auch hier durch den mechanischen Zug eine stärkere Streckung der Zellen in der Richtung des Wasserlaufes und eine dementsprechende Stellung der Teilungswände begünstigt werden.

b) Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung mechanischer Gewebe.

Wie aus mehreren gleich mitzuteilenden Erscheinungen hervorgehen wird, wirken Zug und Druck als Reiz, welcher die Bildung von zug- und druckfesten Substanzen im Protoplasma und ihre Ablagerung an den am meisten in Anspruch genommenen Stellen befördert. Pflanzen und Tiere bieten uns in ihren Einrichtungen eine außerordentlich interessante Parallele dar.

Bei den Pflanzen werden die Gewebe, welche sich vor anderen Zellverbänden durch ihre Zug- und Biegungsfestigkeit besonders aus-

Digitized by Google

zeichnen, nach dem Vorschlag von SCHWENDENER als die mechanischen zusammengefaßt. Sie setzen sich aus verschiedenen Arten meist langgestreckter und sehr dickwandiger Zellen zusammen, die man je nach Form und Lage als Bast-, Libriform-, Holzzellen, als Tracheiden, Collenchymgewebe etc. bezeichnet.

Durch mikroskopische Studien läßt sich zeigen, wie in allen Pflanzenorganen die mechanischen Gewebe an Stellen, die in erhöhter Weise durch Zug und Druck beansprucht werden, in zweckentsprechender Stärke und Anordnung entwickelt werden. Mit Zunahme der Belastung nimmt auch die Tragfähigkeit und Zugfestigkeit von Pflanzenorganen zu. Früchte, die zu beträchtlicher Größe heranwachsen und ein erhebliches Gewicht erlangen, werden durch Stiele festgehalten, die durch allmählich erfolgende besondere Entwicklung der mechanischen Gewebe mit einer der zu tragenden Last proportionalen Tragfähigkeit ausgestattet werden.

In dieser Weise deuten, wie schon SPENCER vor Jahrzehnten hervorgehoben hat, „mancherlei alltäglich zu beobachtende Tatsachen darauf hin, daß die mechanischen Zugwirkungen, welchen aufwärts wachsende Pflanzen ausgesetzt sind, an sich schon eine Zunahme in der Ablagerung fester Substanzen verursachen, wodurch solche Pflanzen in den Stand gesetzt werden, den genannten Wirkungen Widerstand zu leisten".

Auf tierischem Gebiet sind die schon 1864 ausgeführten Experimente von SEDILLOT besonders lehrreich. Der französische Physiologe entfernte bei jungen Hunden von den beiden Unterschenkelknochen teilweise die Tibia, indem er aus ihr das Mittelstück resezierte. Die ganze Last des Körpers, welche sich sonst auf Tibia und Fibula verteilte, wirkte jetzt allein auf letztere ein. Die Folge von derartigen Operationen war, daß nach längerer Zeit die Fibula, welche normalerweise fünf- bis sechsmal schwächer als die Tibia ist, diese an Größe und Dicke erreicht hatte, ja endlich selbst noch übertraf.

Wenn die Entwicklung mechanischer Gewebe eine Reaktion auf mechanische Reize, auf Zug und Druck ist, so läßt sich auch erwarten, daß die Reaktion hauptsächlich an den Stellen erfolgen wird, welche in besonderem Maße dem Reize ausgesetzt, d. h. besonders mechanisch in Anspruch genommen werden. Daher müssen die in dieser Weise erzeugten Strukturen als durchaus zweckentsprechende erscheinen, insofern sie nun auch den an sie gestellten mechanischen Bedingungen entsprechen. Sie sind uns überaus lehrreiche Beispiele, die zeigen, wie direkt durch Anpassung an die äußeren Verhältnisse sich Einrichtungen von vollkommenster Zweckmäßigkeit haben entwickeln können.

Wie für die pflanzlichen, gilt dies in demselben Maße auch für die tierischen Skelettbildungen. Beide sind im großen und ganzen den Gesetzen der Mechanik und den daraus abgeleiteten Vorschriften der Ingenieurwissenschaft entsprechend aufgebaut. Da wenige Organsysteme so beweisend wie die mechanischen für den direkten Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltbildung sind, empfiehlt es sich, etwas ausführlicher bei ihnen zu verweilen und als Einleitung einen kleinen Exkurs auf das Gebiet der Mechanik vorauszuschicken.

Um sich zunächst über die Veränderungen klar zu werden, welche Zug- und Druckkräfte an einem biegsamen, aber hinlänglich festen Material hervorrufen, denke man sich einen ursprünglich geraden, dicken Stab von Holz oder Eisen etwas zusammengebogen. Die Krümmung läßt sich herbeiführen entweder dadurch, daß man den Stab aufrichtet,

ized by Google

an seinem unteren Ende in der Erde gut befestigt und am oberen Ende einen seitlichen Zug mit entsprechender Kraft ausführt, oder dadurch, daß man den Stab horizontal mit seinen Enden auf zwei feste Unterlagen legt und auf die nicht unterstützte Mitte ein schweres Gewicht einwirken läßt. Im ersten Falle wird der Stab durch den auf sein freistehendes Ende seitlich ausgeübten Zug und im zweiten Falle durch einen auf seine nicht unterstützte Mitte ausgeübten Druck infolge starker Belastung gekrümmt.

In beiden Fällen haben die Teilchen in der Mitte des so gebogenen Stabes einen verschiedenen Widerstand gegen die biegende Kraft zu leisten. An der jetzt konkav gewordenen Fläche des Stabes werden die Teilchen stark zusammengepreßt, an der entgegengesetzten konvexen Fläche werden sie dagegen auseinandergezogen oder gedehnt. Es liegt auf der Hand, daß der Dehnung resp. der Zusammenpressung am meisten die oberflächlichsten Schichten der zwei gegenüberliegenden Flächen des Balkens unterworfen sind. Denn nach der Achse des Stabes zu müssen sich die entgegengesetzten Wirkungen der Pressung und der Dehnung allmählich ausgleichen und schließlich gegenseitig aufheben. An der konkaven Seite werden die Teilchen, je weiter von der Oberfläche entfernt, um so weniger zusammengedrückt und an der konvexen Fläche in entprechender Weise, je mehr nach innen, um so weniger gedehnt werden. In der Achse selbst aber werden die Teilchen weder gedehnt noch gepreßt, sie bleiben gegen Druck und Zug vollständlig indifferent und bilden daher die „neutrale Schicht“.

Da die Biegungsfestigkeit eines Stabes auf dem Widerstand beruht, welchen seine oberflächlichen, allein mechanisch in Anspruch genommenen Schichten den einwirkenden Kräften entgegensetzen, kann man ohne Schaden die neutrale Schicht aus ihm herausnehmen oder durch eine mechanisch minderwertige Substanz ersetzen.

„Zerrung und Pressung sind aber nicht die einzigen Wirkungen eines Gewichts, welches den Balken belastet. An einem auf Biegungsfestigkeit beanspruchten Körper haben die Teilchen eines jeden Querschnittes das Streben, sich gegen die Teilchen des benachbarten Querschnittes, und die Teilchen jedes Längsschnittes das Streben, sich gegen die des benachbarten Längsschnittes zu verschieben. Die Kraft, mit der dies geschieht, nennt man die Schub- oder Scherkraft, und es wird demnach in jedem Schnitte noch eine Spannung, die Schubspannung, hervorgerufen, welche der Verschiebung zweier benachbarter Schnitte gegeneinander Widerstand leistet“ (J. Wolff).

Die scherende Kraft wird in der neutralen Achse am größten. Am besten überzeugt man sich davon, wenn man einen Balken in seiner Mitte der Länge nach entsprechend der neutralen Schicht durchsägt (Fig. 404). Bei einer durch Belastung hervorgerufenen Verbiegung des Balkens wird sich dann die eine gegen die andere Hälfte verschieben oder abscheren. Um dies zu vermeiden, müssen daher Druck- und Zugseite untereinander fest verbunden sein.

Die hier kurz auseinandergesetzten mechanischen Prinzipien bringt man in der Ingenieurwissenschaft bei der Konstruktion eiserner Träger in Anwendung. Um Material zu ersparen und gleichzeitig den Träger möglichst leicht zu machen, verwendet man keine eisernen Vollbalken, sondern läßt die „neutrale Schicht“ ausfallen. Je nachdem der Träger nur einseitig oder allseitig biegungsfest sein soll, hat er verschiedene Formen erhalten.

Zum erstgenannten Zweck hat man den sogenannten T-Träger konstruiert, welcher auf dem Querschnitt die Form eines römischen Doppel-T hat (I). Zwei in einem größeren Abstand voneinander befindliche parallele Eisenplatten werden ihrer Länge nach in ihrer Mitte durch eine dritte, vertikal gestellte Platte untereinander in feste Verbindung gesetzt. Die eine der parallelen Eisenplatten, welche der Pressung Widerstand zu leisten hat, heißt die Druckgurtung, die entgegengesetzte die Zuggurtung, weil sie auf der gedehnten Seite liegt. Die Verbindungsplatte ersetzt die Füllung und verhindert die Abscherung. Die Biegungsfestigkeit eines solchen T-Trägers wächst mit der Größe des Abstandes der beiden Gurtungen voneinander.

Soll der Träger nach allen Richtungen den gleichen Grad von Biegungsfestigkeit besitzen, so gibt man ihm die Form eines hohlen Zylinders. Hier ist jede Stelle des Zylinders, je nach der Richtung, in welcher die biegende Kraft wirkt, entweder Zug- oder Druckgurtung.

Fig. 404. Fig. 405.

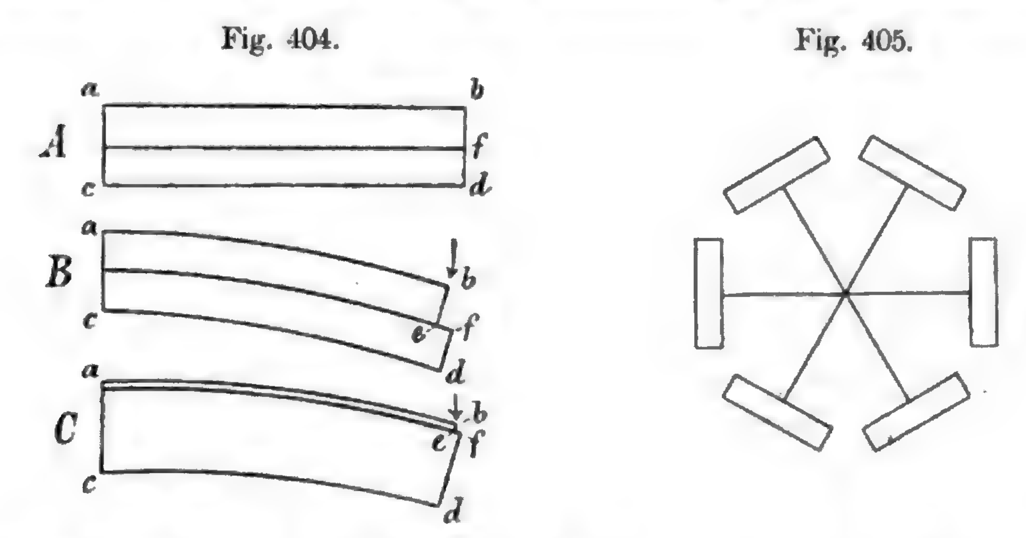


Fig. 404. **Schema zur Erläuterung der Abscherung.** Nach J. Wolff. A Ein gerader Balken *a b c d*, der bei *a c* befestigt ist, ist genau in der neutralen Faserschicht *f* durchgesägt. B Derselbe Balken infolge einer starken Belastung bei *b* (↓) eingekrümmt, wobei sich die obere gegen die untere Balkenhälfte infolge der Abscherung um *e f* verschoben hat. C An einem entsprechenden Balken eine obere dünne Schicht durch einen Längsschnitt abgesägt und bei *b* belastet. Die Verschiebung *e f* ist viel geringer ausgefallen.

Fig. 405. **Querschnitt durch eine mehrseitig biegungsfeste Konstruktion.**

Den geschlossenen Hohlzylinder kann man auch ersetzen durch eine Anzahl von T-Trägern, die man so anordnet, wie es Fig. 405 zeigt. Wenn man in dieser Figur die einzelnen Gurtungen untereinander an ihren Seiten verbindet, so kann man jetzt die inneren Füllungen, die Verbindungen zwischen den opponierten Platten der einzelnen T-Träger, weglassen, ohne die Festigkeit der ganzen Anordnung zu verringern, und erhält dadurch die hohle Säule.

Nach denselben Regeln sind gewöhnlich auch die mechanischen Gewebe bei Pflanzen und bei Tieren angeordnet, über die wir uns jetzt nach den vorausgeschickten Erörterungen einen Ueberblick verschaffen wollen.

α) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen.

In die bei Pflanzen bestehenden verschiedenartigen Einrichtungen gewährt uns das bahnbrechende Werk von Schwendener einen Einblick,

Digitized by Google

betitelt: „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen“.

Viele Pflanzen besitzen einen über die Erdoberfläche senkrecht in die Höhe steigenden Schaft, welcher an seinem Ende häufig stark belastet ist, bei Gräsern durch die Blüten- und Fruchtähre, bei Bäumen durch eine mächtig entfaltete Blätterkrone. Die Anforderungen an seine Biegungsfestigkeit können aber noch außerdem erheblich gesteigert werden, wenn er seitlich einwirkenden, kräftigen Windstößen, ohne zu zerreißen, Widerstand zu leisten hat.

Die Festigkeit des Schaftes beruht auf Strängen der obenerwähnten mechanischen Zellen (dem Stereom). Ihre Leistungsfähigkeit ist keine geringere als diejenige eines entsprechend dicken Eisendrahtes. Denn „ein Faden frischer Bastzellen von 1 qmm Querschnitt vermag je nach der Pflanzenart, welcher er entnommen ist, ungefähr 15—20, in seltenen

Fig. 406.

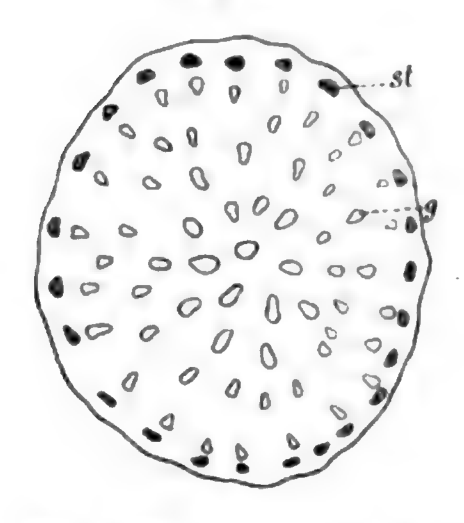


Fig. 407.

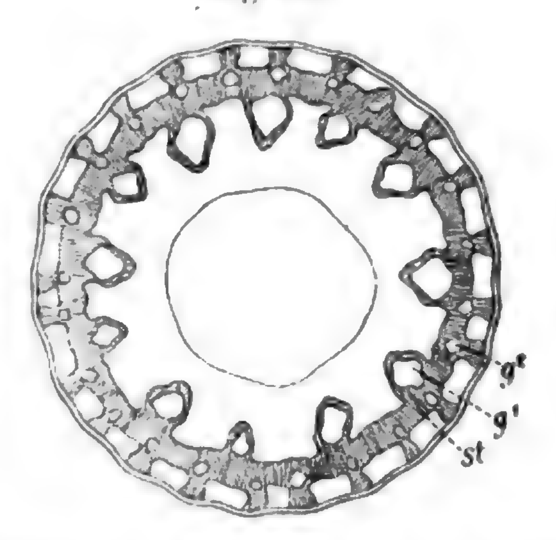


Fig. 406. **Querschnitt durch den Blütenschaft von Arum maculatum** mit 24 peripherischen Stereomsträngen (*st*), deren Querschnitte schraffiert sind. Die übrigen, über den ganzen Querschnitt zerstreuten, hell gelassenen, umschriebenen kleinen Partien sind Querschnitte der die Nahrung leitenden Stränge (*g*). Nach Potonié Fig. 8.

Fig. 407. **Querschnitt durch den hohlen Stengel von Molinia coerulea.** In dem schraffierten, gerippten Skelett-Hohlzylinder (*st*) sind die Mestombündel (g^1, g^2) eingebettet. Die sich an die Innenfläche des Zylinders anlehnenden größeren Bündel sind von Stereom umgeben, welches mit dem Zylinder in Verbindung steht. Zu äußerst die Epidermis. Nach Potonié Fig. 10.

Fällen 25 kg zu tragen, ohne daß er nach Entfernung der Gewichte eine dauernde Verlängerung erfahren hätte, weil seine Elastizitätsgrenze durch die Belastung nicht überschritten wurde“.

Die Stereomstränge sind nun mit sehr seltenen Ausnahmen im Schaft so angeordnet, daß sie möglichst dicht an der Oberfläche liegen und zusammen einen Hohlzylinder darstellen. Nach außen von ihnen findet sich noch die Epidermis und je nach der Pflanzenart, um die es sich handelt, eine bald dünnere, bald dickere Schicht von anderen Geweben; bei grünen Stengeln z. B. trifft man Assimilationsgewebe, das wegen seines Chlorophylls ja ebenfalls auf die Oberfläche angewiesen ist und so mit den mechanischen Geweben um den Raum konkurriert.

Im einzelnen kommen mannigfache Variationen in der Anordnung der Stereomstränge vor, wie uns die Querschnittsbilder durch den Schaft von drei Pflanzen lehren.

Bei Arum maculatum (Fig. 406) bilden den Skelettzylinder 24 peripher gelegene Stereomstränge, deren Querschnitte, um sie kenntlich zu machen, schraffiert sind; sie sind voneinander getrennt durch breite Streifen von grünem Assimilationsgewebe, das die Rolle eines Füllmaterials spielt und sich auch noch unter der Rinde in dünner Schicht ausbreitet.

Der Querschnitt durch den Stengel einer Graminee, Molinia coerulea (Fig. 407), zeigt uns die Stereomstränge zu einem geschlossenen Zylindermantel verbunden. dessen Biegungsfestigkeit noch durch longitudinal verlaufende, von seiner Außen- und Innenfläche vorspringende Stereomrippen erhöht ist. Die Zwischenräume zwischen den äußeren Rippen und der Epidermis werden wieder durch Assimilationsgewebe ausgefüllt, während in die nach innen vorspringenden Rippen die Mestombündel, das Nahrung leitende Gewebe, eingebettet sind.

Ein ebenfalls geschlossener, aber innen und außen glatt begrenzter Zylindermantel von Stereom ist drittens auf dem Querschnitt durch den Blütenschaft von Anthericum Liliago (Fig. 408) zu sehen. Nach außen von ihm liegt wieder eine ziemlich dicke Schicht von Assimilationsgewebe und die Epidermis.

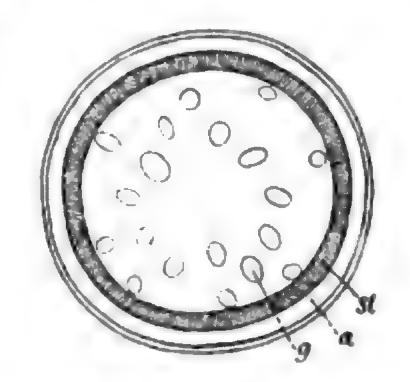


Fig. 408. **Querschnitt durch den Blütenschaft von Anthericum Liliago.** Zwischen der schraffierten Skelettpartie (*st*) und der Epidermis befindet sich ein Ring von Assimilationsgewebe (*a*). Ueber den zentralen Teil des Querschnitts finden sich Mestombündel (*g*) zerstreut, von denen sich einige an die Innenfläche des Skelettzylinders anlegen. Nach POTONIÉ Fig. 11.

Der Raum im Innern des Skelettzylinders kann bei den Pflanzen eine sehr verschiedenartige Füllung zeigen, welche aber in allen Fällen mechanisch ohne Bedeutung ist. Bei Arum maculatum und Anthericum findet sich weiches Parenchymgewebe, in welchem Gefäßstränge ihren Weg nehmen, deren Querschnitte in den Figuren von dem Stereomgewebe durch Fortfall der Schraffierung zu unterscheiden sind. An stärker verholzten Stengeln wird die im Skelettzylinder eingeschlossene und leicht aus ihm herauszulösende Füllmasse auch als Mark bezeichnet (Hollundermark, Mark der Sonnenblume). Bei den meisten Gräsern und vielen anderen Pflanzen sind die Schäfte im Innern ganz hohl und lufthaltig, wie die zu Trägern beim Hausbau verwandten eisernen Hohlzylinder.

Als konstruktives Material dient das mechanische Gewebe bei den Pflanzen noch zu anderen Zwecken als zur Herstellung biegungsfester Organe und läßt dann auch in diesen Fällen wieder eine dem Zweck entsprechende Anordnung erkennen. Auf manche Pflanzenteile wirken nur Zugkräfte in ihrer Längsrichtung ein, wie besonders auf die meisten unterirdischen Teile. Die Hauptwurzeln eines vom Winde heftig bewegten Baumes haben einen oft gewaltigen Zug auszuhalten. Zugfest müssen ferner manche Stengel sein, die schwere, nach abwärts hängende Früchte: Kirschen, Aepfel, Kürbisse, zu tragen haben. Einen kontinuierlichen Zug erfahren endlich die Stengel untergetauchter Wasserpflanzen, welche mit ihren Blättern im strömenden Wasser flottieren, wie Ranunculus fluviatilis.

Digitized by Google

Die Zugfestigkeit einer Konstruktion hängt von der Masse des verwandten, widerstandsfähigen Materials, von der Größe seines Querschnitts ab; und es ist am zweckmäßigsten, wenn das Material auf einen einzigen Strang zusammengedrängt ist. Im Gegensatz zu den Pflanzenteilen, welche auf Biegungsfestigkeit gebaut sind, müssen die auf Zug in Anspruch genommenen Organe die mechanischen Gewebe mehr oder minder zu einem Strang vereinigt haben, welcher die Mitte der Wurzel oder des Stengels einnimmt. Das ist in der Tat bei den oben aufgeführten Organen auch mehr oder minder der Fall.

β) Die mechanischen Einrichtungen bei Tieren.

Wie bei den Pflanzen das Stereom, ist bei den Wirbeltieren das Knochengewebe in vielen Fällen offenbar nach den Vorschriften der Ingenieurwissenschaften zur Bildung biegungsfester Stützen mit dem Aufwand der geringsten Menge zweckdienlichen Materials ausgenutzt worden. Die langen Röhrenknochen sind nach dem Prinzip des Hohlzylinders gebildet. Ein Mantel kompakter Knochensubstanz umschließt einen von mechanisch indifferenter Substanz, dem gelben Knochenmark, ausgefüllten Raum. Beim Studium der Entwicklung der Röhrenknochen kann man verfolgen, wie in demselben Maße, als sich an der Oberfläche der erst knorpeligen, später spongiös-knöchernen Skelettanlage eine Scheide kompakter Knochensubstanz entwickelt, die mechanisch überflüssig werdenden zentralen Teile allmählich resorbiert und in Fettgewebe umgewandelt werden. Oder die Röhrenknochen werden, wie bei den Vögeln, pneumatisch, indem Ausstülpungen der Lunge in sie hineinwachsen.

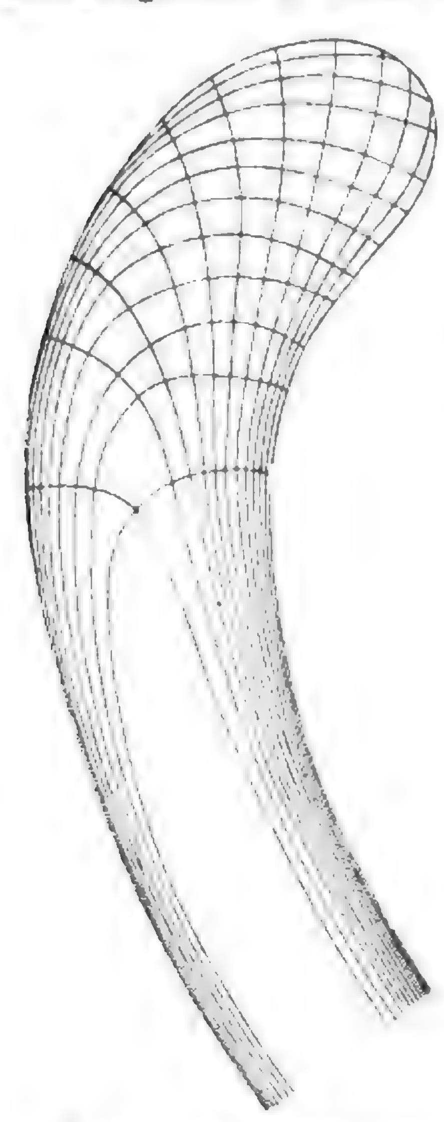


Fig. 409. **Gebogener Kran mit Zug- und Druckkurven.** Nach einer Konstruktion von CULMANN aus H. V. MEYER.

Eine noch wunderbarere, nach mechanischen Prinzipien durchgeführte Architektur, deren Abhängigkeit von Zug und Druck nachweisbar ist, findet sich in der spongiösen Knochensubstanz, an den Enden der Röhrenknochen, in den Wirbelkörpern, in den Hand- und Fußwurzelknochen. Den Einblick in das Wesen derselben verdankt die Wissenschaft dem glücklichen Umstande, daß HERMANN V. MEYER, als er sich mit der feineren Struktur der Knochenspongiosa beschäftigte, den Begründer der graphischen Statik, CULMANN, als Berater zur Seite hatte.

Besonders lehrreich ist das obere Ende des Femur geworden, welches man nach seiner Form und Aufgabe einem Kran vergleichen kann. Wie JULIUS WOLFF in seiner Geschichte der Knochenarchitektur erzählt, „bemerkte CULMANN bei Betrachtung der MEYERschen Präparate, daß die Spongiosabälkchen an vielen Stellen des menschlichen Körpers

in denselben Linien aufgebaut sind, welche er für solche Körper zu zeichnen gelehrt hatte, die ähnliche Formen haben wie die betreffenden Knochen und ähnlichen Kräfteeinwirkungen ausgesetzt sind wie diese". „Er zeichnete nun einen Knochen (Fig. 409), dem er die Umrisse des oberen Endes eines menschlichen Oberschenkels gab, und bei dem er eine den Verhältnissen beim Menschen entsprechende statische Inanspruchnahme annahm. In diesen Kran ließ er unter seiner Aufsicht die sogenannten Zug- und Drucklinien von seinen Schülern hineinzeichnen. Es zeigte sich, daß diese Linien in der Tat ganz und gar identisch waren mit denjenigen, welche die Natur am oberen Ende des Oberschenkels

Fig. 410.

Fig. 411.

Fig. 410. **Schnitt (Furnierblatt) durch das obere Ende des Femur eines noch nicht ausgewachsenen (15-jährigen) männlichen Individuums.** Photographische Abbildung nach J. Wolff.

Fig. 411. **Schematisierte Abbildung der Architektur des oberen Femurendes.** Nach H. v. Meyer 1867.

durch die Richtungen, die sie hier den Knochenbälkchen gegeben, in Wirklichkeit ausgeführt hat."

Was versteht man in der Mechanik unter Zug- und Drucklinien oder Kurven? Sie zeigen uns die Richtungen an, in welchen ein belasteter Körper am meisten durch Zug und Druck in Anspruch genommen wird und daher am widerstandskräftigsten gebaut sein muß. Zugleich sind in der Richtung der Kurven auch die scherenden Kräfte beseitigt. Ein Körper, welcher, dem Verlauf der Zug- und Druckkurven entsprechend, aus Stäben und Bändern einer mechanisch brauchbaren Substanz zusammengesetzt wird, kann eine ebensolche Belastung aushalten wie ein solider Körper aus der gleichen Substanz. Es wird also durch die Konstruktion derselbe Zweck, aber in vorteil-

Digitized by Google

hafterer Weise, weil mit einem Minimum von Material, erreicht.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wollen wir jetzt die Architektur des oberen Femurendes untersuchen. Ein in frontaler Richtung von ihm angefertigter dünner Durchschnitt (Furnierblatt) ist in Fig. 410 abgebildet und in der nebenstehenden Fig. 411 schematisiert wiedergegeben. Man sieht von unten nach oben die kompakte Knochensubstanz, welche unten die Markhöhle umgibt, allmählich dünner werden und schließlich zugespitzt aufhören. In demselben Maße aber, als dies geschieht, lösen sich von der Subst. compacta in kleinen Abständen voneinander feine Knochenblätter ab, die auf dem Durchschnitt in regelmäßigen, bestimmt gerichteten Kurven weiter verlaufen. Man kann daher sagen: an dem oberen Epiphysenende blättert sich die Compacta in Knochenlamellen der Spongiosa auf, oder man kann auch umgekehrt, wie H. v. MEYER und JULIUS WOLFF, betonen, die sogenannte kompakte Substanz durch eine Zusammendrängung der Bälkchen der Spongiosa gebildet sein lassen.

Auf dem Frontaldurchschnitt sind zwei Blättchenzüge zu unterscheiden, ein von der großen Trochanterseite ausgehender und ein an der Adduktorenseite gelegener Zug. Die von der Trochanterseite ausgehenden Kurven enden auf der Adduktorenseite und umgekehrt. Wie WOLFF auseinandergesetzt hat, stehen erstens die Enden der Bälkchen beider Züge überall rechtwinklig auf der oberflächlichen Rindenschicht des Knochens, zweitens kreuzen sich die unzähligen in Kurven verlaufenden Bälkchen der beiden Seiten, wo sie in ihrem Verlaufe einander schneiden, unter rechtem Winkel. Die zwischen ihnen gelegenen, von rotem Knochenmark ausgefüllten Räume sind daher mehr oder minder quadratisch.

Mit den Augen des Ingenieurs betrachtet, stellen die von der Adduktorenseite ausgehenden Züge „Druckbälkchen oder Druckplättchen dar, d. i. Bälkchen, in denen die scherenden Kräfte aufgehoben sind, und welche zugleich der Druckwirkung der Körperlast auf die Adduktorenseite den erforderlichen Widerstand entgegensetzen. Es wird ausschließlich in den Richtungen dieser Bälkchen das obere Ende des Oberschenkels gedrückt, und wenn daher in diesen Richtungen keine oder nicht entsprechend starke Bälkchen vorhanden wären, so müßte der Druck zu einem Zerdrücken des Knochens führen.“

Die Bälkchen der Trochanterseite dagegen sind Zugbälkchen, in denen ebenfalls keine scherenden Kräfte störend wirken und welche zugleich dem durch die Körperlast bedingten, auf die Trochanterseite wirkenden Zug den erforderlichen Widerstand leisten und demnach ein Auseinanderreißen des Knochens zu verhindern bestimmt sind.

Wie in der Konstruktion des Krans (Fig. 409) die Zug- und Drucklinien, so „drängen sich am Femur (Fig. 410) die Bälkchen der Spongiosa gegen das Mittelstück des Knochens hin zu kompaktem Gefüge zusammen, welches am festesten und dicksten sein muß gegen das Mittelstück des Knochens hin“. Denn hier muß die größte Biegungsfestigkeit vorhanden sein.

In den meisten Fällen ist die Architektur der Spongiosa für einfachere statische Verhältnisse als am oberen Femurende eingerichtet; sie ist gewöhnlich nur einem Druck durch Belastung in einer Richtung unterworfen. Als lehrreichstes und einfachstes Beispiel hierfür führt H. v. MEYER das untere Ende der Tibia an (Fig. 412).

Digitized by Google

Auch an der Tibia beginnt die kompakte Knochensubstanz sich nach dem Gelenkende zu erheblich zu verdünnen, wobei sie sich allmählich in ein System parallel verlaufender Knochenplättchen auflöst, welche nach unten ein wenig auseinanderweichen und auf der dünnen, kompakten Rindensubstanz der Gelenkfläche in ihrer ganzen Ausdehnung senkrecht enden. Verbunden werden sie untereinander durch Plättchen, die sie in senkrechter Richtung rechtwinklig schneiden. Auf diese Weise wird ein Ausweichen oder Ausbiegen eines Plättchens bei gesteigertem Druck unmöglich gemacht. Durch die Zerlegung der kompakten Knochensubstanz in Lamellen, welche sich wie Strebepfeiler von der unteren Gelenkfläche erheben und den spongiösen Bau des unteren Gelenkendes bedingen, wird der durch das Mittelstück der Tibia von oben her fortgesetzte Druck gleichmäßig auf die ganze Gelenkfläche verteilt und auf die ganze entsprechende Gelenkfläche des Astragalus fortgepflanzt.

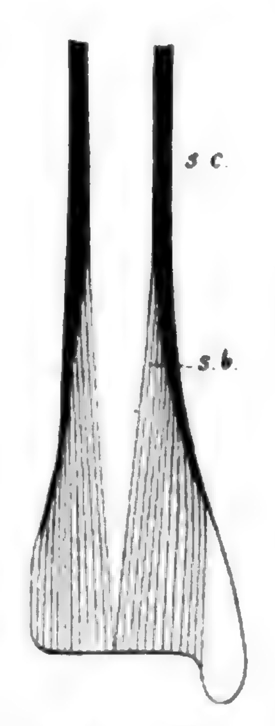


Fig. 412. **Frontaler Durchschnitt durch das untere Ende der Tibia.** Schema nach H. v. Meyer.

Noch mehr als die Architektur normaler Knochen ist für die Lehre, daß die Gestaltungsprozesse durch äußere Faktoren beeinflußt werden, von Bedeutung der Nachweis, daß die Architektur eines Knochens etwas Veränderliches ist und, wie Wolff und Roux zu zeigen versucht haben, während des Lebens „Transformationen“ erfahren kann.

Wenn bei Brüchen oder infolge anderer krankhafter Störungen die Knochen einer veränderten Gebrauchsweise unterliegen und anderen mechanischen Bedingungen zu genügen haben, indem die Richtungen des stärksten Zuges und Druckes nicht mehr dieselben geblieben sind, so beginnen allmählich die Knochenplättchen an den Stellen, wo sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen werden, zu schwinden, während sich nun Plättchen der veränderten Lage der Zug- und Druckkurven entsprechend neu entwickeln.

„An vielen Frakturenpräparaten“, bemerkt Jul. Wolff, „hatte ich beobachten können, daß in der Tat jedesmal, wenn die Fraktur mit einer von der Norm abweichenden Winkelstellung der Fragmente geheilt war, eine neue Architektur des Knochens sich gebildet hatte, die den neuen statischen Verhältnissen entsprach. Und das Merkwürdigste und am eklatantesten den mathematischen Erwägungen Entsprechende war hierbei der Umstand, daß die Architekturumwandlungen sich bis in sehr weit von der Bruchstelle entlegene Stellen des Knochens hin erstreckten, daß sie sich beispielsweise bei Diaphysenbrüchen langer Knochen an den weit entfernten Gelenkenden dieser Knochen bemerklich machten.“ Ebenso hatte ihm das Studium rachitisch verbogener Knochen gezeigt, „daß sowohl in der neutralen Faserschicht als in der senkrecht zu ihr stehenden Knochenschicht eine ganz neue, den neuen mechanischen Verhältnissen genau entsprechende Architektur entsteht“. Zu demselben Ergebnis wurde Roux durch das Studium einer Kniegelenksankylose geführt.

Digitized by Google

ZWANZIGSTES KAPITEL.

Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

4. Das Licht.

Schon bei Besprechung der Irritabilität des Protoplasma haben wir das Licht (Kap. VII, p. 163) als eine wichtige Reizquelle kennen gelernt. Auch viele formative Prozesse vielzelliger Organismen stehen unter seiner Herrschaft. An manchen wachsenden Organismen können auffällige Veränderungen sowohl durch Belichtung und Verdunkelung, als auch durch Verwendung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit hervorgerufen werden.

Zu Experimenten auf diesem Gebiete sind Pflanzen viel geeignetere Objekte als tierische Organismen; sie reagieren viel leichter und intensiver als diese. Sie lehren uns an zahlreichen verschiedenartigen Beispielen auf das unzweideutigste, daß man durch experimentelle Eingriffe den Ort, an welchem sich spezifische Organe am Pflanzenkörper ausbilden sollen, willkürlich verändern und bestimmen kann, je nach der Richtung, in welcher man Lichtstrahlen einfallen läßt.

Als eines der lehrreichsten Beispiele sind die Prothallien der Farnkräuter zu nennen, wie aus den Experimenten von LEITGEB hervorgeht. Die Prothallien sind dünne, auf feuchter Erde wachsende Plättchen grüner Zellen, welche an ihrer der Erde zugekehrten Unterseite Wurzelfädchen und die weiblichen Geschlechtsorgane (Archegonien) normalerweise entwickeln. An ihnen gelingt es, durch künstlichen Eingriff nach Willkür zu bestimmen, ob die genannten Organe auf der oberen oder unteren Seite der Zellenplatten entstehen sollen.

Man verschafft sich, wie es zuerst LEITGEB getan hat, das zum Experimentieren geeignete Material dadurch, daß man die Sporen eines feuchte Orte liebenden Farnkrautes, Ceratopteris thalictroides, auf die Oberfläche einer Nährstofflösung aussät. Man hat es dann in seiner Hand, die Prothallien, welche sich aus den Sporen als schwimmende Platten entwickeln, entweder von ihrer oberen oder unteren Seite zu beleuchten. Bei Beleuchtung von oben entstehen die Wurzeln und Archegonien wie unter normalen Verhältnissen an der unteren, beschatteten Fläche. Bei Einfall des Lichtes von unten dagegen ändert sich das Verhältnis: „die Prothallien wachsen in die Flüssigkeit hinein, dem einfallenden Lichte entgegen, krümmen sich aber, sobald sie die eigentliche Fläche zu entwickeln beginnen, so daß die eine Seite der letzteren senkrecht zum einfallenden Lichte gestellt wird“. Beide Flächen verhalten sich jetzt in bezug auf ihre Umgebung gleich, da sie beide von Wasser umspült werden. Nur in ihrer Beleuchtung besteht ein

Unterschied und veranlaßt, daß die Archegonien und die Wurzelfasern sich nun an der oberen oder der Schattenseite entwickeln.

In ähnlicher Weise läßt sich auch bei einigen Phanerogamen der Ort der Wurzelbildung durch die Richtung der Beleuchtung beeinflussen. Als geeignetes Versuchsobjekt ist von Vöchting eine kleine Kaktee, Lepismium radicans, und von Sachs der Epheu empfohlen worden. Lepismium besteht aus breiten, plattgedrückten Stengeln mit flügelartig vorspringenden Kanten, die mit kleinen, schuppenartigen Blättchen bedeckt sind. Die Stengel kriechen auf der Erde hin oder erheben sich ein wenig über sie; in der Mitte ihrer unteren Seite erzeugen sie in Längsreihen geordnete Luftwurzeln. „Die Untersuchung ergibt nun", wie Vöchting mitteilt, „daß die Wurzeln stets auf derjenigen Seite des Stengels gebildet werden, welche am schwächsten beleuchtet ist; nie auf derjenigen, welche von direkt einfallendem Licht getroffen wird. Bindet man die Zweige vertikal und stellt sie so, daß die eine Seite vom Licht getroffen wird, so entstehen die Wurzeln auf der Schattenseite. Sind hier nun mehrere Wurzeln gebildet und kehrt die Pflanze um, so daß

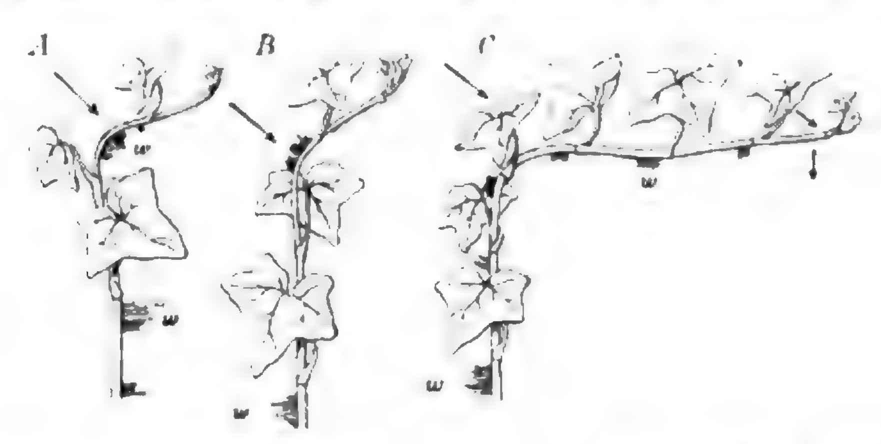


Fig. 413. **Epheusproß (Hedera helix).** A Seit mehreren Tagen von der Rückenseite, B ebenso von der Bauchseite her beleuchtet; C ein späterer, aus B hervorgegangener Zustand. Nach Sachs Fig. 339.

die frühere Schattenseite nunmehr zur beleuchteten wird, so werden die neuen Wurzeln wieder auf der Schattenseite erzeugt. Befestigt man Zweige so, daß sie horizontal vom Topfe abstehen und auf keiner Seite von einem beschattenden Gegenstand berührt werden — was durch geeignete Manipulation leicht zu erreichen ist — und läßt das Licht von oben einfallen, so entstehen die Wurzeln auf der Unterseite. Bringt man den Topf so an, daß die Zweige ihre horizontale Stellung behalten, jedoch von unten beleuchtet werden, so bilden sich die neu entstehenden Wurzeln auf der Oberseite."

Ein genau entsprechendes Verhalten hat Sachs beim Epheu (Hedera, Fig. 413) festgestellt. Wenn unter normalen Verhältnissen seine Zweige auf einer Unterlage hinklettern, entwickeln sich Haftwurzeln nur an der ihr zugekehrten Fläche, welche man als die untere bezeichnet und welche zugleich die beschattete ist. Das ist auch der Fall, wenn ein einzelner Zweig frei schwebend in horizontaler Lage gezogen wird, so daß seine untere Fläche nach abwärts gekehrt ist. Dagegen wird die Wurzelbildung hier unterdrückt, sowie man längere Zeit das Licht auf sie einfallen läßt, und es entstehen unter diesen Bedingungen nun die Luftwurzeln auf der ursprünglichen Rücken- oder Lichtseite.

Digitized by Google

Nicht minder beweisend für den Einfluß des Lichtes sind die von VÖCHTING an Weidenzweigen ausgeführten Experimente. Unter der Rinde jähriger Zweige finden sich bei vielen Weidenarten Anlagen, welche unter geeigneten Bedingungen zu Wurzeln auswachsen. Dies geschieht aber nur auf der vom Licht abgewandten Seite; um zu erzielen, daß an einem Zweig ringsum die Anlagen zu Wurzeln auswachsen, muß man den betreffenden Abschnitt, an dem dies geschehen soll, mit einer schwarzen Hülse umgeben und dadurch vor der direkten Einwirkung des Lichtes schützen.

Auch alle mit der Fortpflanzung der Gewächse zusammenhängenden Prozesse sind vom Licht oft außerordentlich abhängig. Besonders die umfassenden Untersuchungen von KLEBS haben uns auf diesem Gebiete mit interessanten Tatsachen bekannt gemacht. Als einen lehrreichen Fall wähle ich unter anderen die Entwicklung von Funaria hygrometrica, einem kleinen, weitverbreiteten Laubmoos.

Sporen, die auf eine Nährlösung ausgesät werden, entwickeln zuerst, wie bei allen Lebermoosen, eine Art Vorkeim, das Protonema, welches einer Fadenalge sehr ähnlich aussieht und früher auch als eine solche angesehen wurde. An ihm entstehen erst nach einigen Wochen durch ungeschlechtliche Sprossung als eine zweite Geschlechtsgeneration die kleinen Moospflänzchen. Für ihre Entstehung ist aber eine nicht zu schwache Belichtung unbedingt notwendig. Denn wenn man eine 3—4 Wochen alte Kultur von kräftig gewachsenem Protonema „halbdunkel, z. B. im Hintergrunde eines sonst hellen Zimmers aufstellt, so treten an ihm keine Moosknospen auf, während dieselben an den am Fenster stehenden Kulturen sich reichlich zeigen“.

KLEBS hat Kulturen von Protonema 2 Jahre lang im Halbdunkel fortgezüchtet. Die Protonemafäden assimilierten und wuchsen in dieser Zeit fortgesetzt weiter, während sie unter normalen Verhältnissen zugrunde gingen, nachdem sie Moospflänzchen erzeugt hatten. Es blieb hier also die sonst vergängliche Jugendform über die Zeit erhalten, weil sie durch mangelnde Intensität des Lichts verhindert war, die höher organisierte Geschlechtsform zu bilden.

Aehnliches ist auch bei einer Süßwasserfloridee, Batrachospermum, experimentell festgestellt worden.

Ganz anderer Art als in den bisher angeführten Fällen sind wieder die Veränderungen, welche Gegenwart oder Mangel des Lichts bei manchen Phanerogamen in der Struktur einzelner Organe verursacht. Nach den Untersuchungen von STAHL, GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, KELLER etc. zeigen die Blätter von Schattenpflanzen eine etwas abweichende Struktur von den Blättern von Pflanzen, die im Licht aufwachsen. Und dieselben Unterschiede kann man auch beobachten, wenn Individuen ein- und derselben Pflanzenart an schattigen oder sonnigen Orten gezogen werden.

Die Blätter von stark belichteten Pflanzen (Sonnenpflanzen) haben ein Parenchym, zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Zellenformen (Fig. 414—416). Die eine Form, das Palisadenparenchym (*p*), bildet an der nach oben gekehrten Fläche des Blattes eine besondere Schicht von gestreckten, zylindrisch geformten Zellen, die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Blattoberfläche angeordnet sind. In den Palisadenzellen bedecken die Chlorophyllkörner die längeren Seitenwandungen: sie nehmen also eine Profilstellung ein (s. Kap. VII p. 168).

Digitized by Google

Die zweite Gewebsform ist das Schwammparenchym (*sch*), zusammengesetzt aus mehr polygonalen oder parallel zur Blattoberfläche etwas abgeplatteten Zellen. Sie erzeugen eine mehr oder minder dicke Schicht unter den Palisadenzellen an der unteren Fläche des Blattes. Die Chlorophyllkörner nehmen die der Blattoberfläche parallelen Zellwände ein und befinden sich daher in En-face- oder Flächenstellung. Die Chlorophyllkörner in den Palisadenzellen werden von den Lichtstrahlen am stärksten getroffen; die Körner in den Schwammzellen nur von dem abgeschwächten Licht, welches noch von den darüber gelegenen Zellschichten durchgelassen wird. „Die Palisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellenform."

Fig. 414. Fig. 415.

Fig. 416.

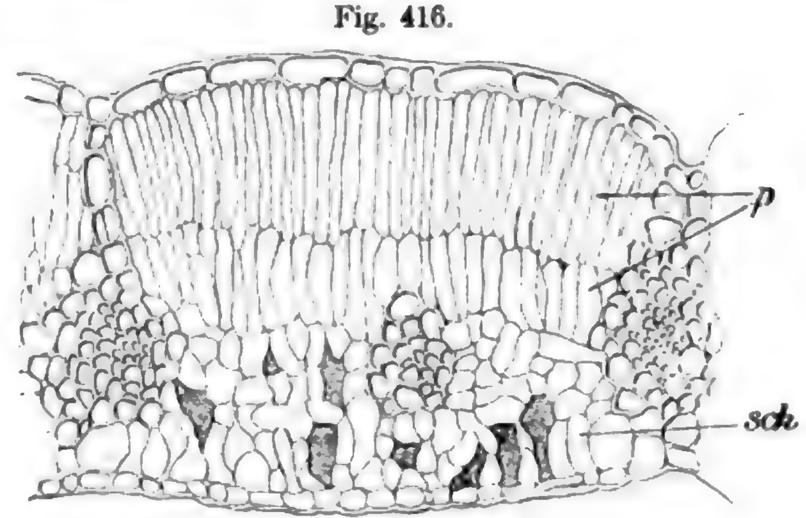


Fig. 414. Querschnitt durch ein Buchenblatt aus halbschattiger Lage.

Fig. 415. Querschnitt durch ein Sonnenblatt der Buche.

Fig. 416. Querschnitt durch ein Buchenblatt von sehr schattigem Standort.

Fig. 414–416. Durchschnitte von Blättern. Nach E. Stahl. *p* Palisadenparenchym; *sch* Schwammparenchym; *l* Intercellularlücken.

Durch vergleichendes Studium der Blattstruktur hat Stahl gezeigt, daß die Blätter echter Schattenpflanzen, die auf Waldboden wachsende Oxalis acet., Mercurialis per. etc. aus Schwammparenchym aufgebaut sind. Die Blätter von Sonnenpflanzen dagegen, wie Galium verum, Distelarten etc., bestehen vorwiegend aus Palisadenparenchym. Lactuca scariola hat an sonnigen Plätzen vertikal gestellte Blätter mit Palisadenzellen an beiden Flächen. An schattigen Orten wachsende Exemplare zeigen die Blätter horizontal ausgebreitet, in welchem Falle fast alles grüne Parenchym in flache Schwammzellen umgewandelt ist.

Was für erhebliche Unterschiede in der Blattstruktur durch starke, mittlere und sehr schwache Belichtung zustande kommen können, dafür liefert eines der lehrreichsten Beispiele nach den Untersuchungen von

Digitized by Google

STAHL die Buche, welche sich unter unseren Waldbäumen am meisten sehr verschiedenartigen Beleuchtungsbedingungen anzupassen vermag (Fig. 414—416). Es unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern sowohl durch ihre geringere Größe als auch durch ihre zartere Struktur. „Es betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes (Fig. 415) das Dreifache der Dicke des Schattenblattes (Fig. 416). Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben."

„Im Sonnenblatt ist beinahe sämtliches Assimilationsparenchym als Palisadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äußerst enger und hoher Palisadenzellen: es folgen weiter nach innen noch ein oder zwei Lagen ähnlicher Zellen. Nur wenige Zellen des Blattinnern zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung: die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnismäßig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung umzutauschen."

„Das Schattenblatt (Fig. 416) dagegen besteht ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen (*sch*). Die Zellen der obersten Zellschichten allein zeigen eine sich an die der Palisadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen (*p*) ausgebildet. Die Betrachtung der beiden Blattquerschnitte (Fig. 415 und 416) lehrt uns außerdem, daß die Häute der Oberhautzellen verschiedene Dicke und die Intercellularräume verschiedene Größe erreichen."

Zwischen den beiden Extremen (Fig. 415 und 416) kommen je nach der Helligkeit der Standorte alle denkbaren Mittelstufen vor, von denen in Fig. 414 eine dargestellt ist. Hier liegen unter der Epidermis an der Blattoberseite zwei Reihen von Palisadenzellen (*p*), unter ihnen folgt nach der Blattunterseite zu Schwammgewebe (*sch*).

Entsprechende Ergebnisse gewann G. DE LAMARLIÈRE bei seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluß der Beschattung und Belichtung auf die Entwicklung der Blätter. In der Sonne werden die Blätter dicker und gewinnen eine andere Struktur, was sich in höchstem Grade bei Taxus baccata zeigte. Die Verdickung der Sonnenblätter betrug hier unter Umständen 50 bis 100 Proz. der Dicke der Schattenblätter. Sie war vor allen Dingen durch eine Vermehrung des Palisadengewebes hervorgerufen worden, dessen Durchmesser bei Schattenblättern 135 μ, bei Sonnenblättern 215 μ beträgt. Unter dem Einfluß starker Belichtung ist in vielen Fällen entweder eine zweite Palisadenschicht oder ein dichteres Zellgewebe entstanden, welche beide den Schattenpflanzen fehlen.

Aehnliche Veränderungen der Struktur durch das Licht lassen sich aus dem Pflanzenreich noch in großer Anzahl zusammenstellen.

Daß im Tierreich das Licht auf die Entwicklung einzelner Organe hemmend oder fördernd einwirkt oder sogar Strukturen verändert, ist schwieriger zu beobachten. Trotzdem fehlt es aber auch hier nicht an beweisenden Beispielen. Ueber einige berichtet LOEB in seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren:

Das Polypenstöckchen Eudendrium racemosum läßt sich in einem Seewasseraquarium gut kultivieren, verliert aber in den ersten Tagen „wahrscheinlich infolge der mit dem Sammeln des Materials ver-

Digitized by Google

bundenen Insulte" alle Polypenköpfchen, die bald darauf von dem Stamm aus durch neue ersetzt werden. Bei diesem Regenerationsprozeß spielt das Licht mit eine wesentliche Rolle, wie sich leicht nachweisen läßt, wenn man einen Teil der Stöckchen, welche die Polypen verloren haben, im Licht, einen anderen Teil im Dunkeln, aber sonst unter genau gleichen Bedingungen kultiviert. Bei den belichteten Kulturen entwickeln sich im Laufe von 5 Tagen zahlreiche neue Polypen, während im Dunkeln kein einziger in dieser Zeit gebildet wird. Selbst nach 3 Wochen war noch keine Neubildung eingetreten; sie kann aber sofort noch hervorgerufen werden, wenn man die im Dunkeln gehaltenen Tiere jetzt gleichfalls ins Licht bringt. In der kurzen Zeit von 5 Tagen werden dann alle Stämmchen mit neu erzeugten Polypen bedeckt.

Aus anderen Versuchen geht hervor, daß durch Beleuchtung oder Mangel an Licht die Färbung der Körperoberfläche in hohem Maße verändert werden kann. FLEMMING hat dies für Salamanderlarven, LOEB für Fundulusembryonen festgestellt.

Wenn man jüngere Salamanderlarven im Halbdunkel hält, so nehmen sie durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Werden sie dagegen in weißen Porzellanschalen im Lichte gezüchtet unter sonst gleichen Verhältnissen (Zimmertemperatur, Fütterung mit Tubifex rivulorum etc.), so werden sie hell und gebleicht. Die Bleichung, welche sich nach FISCHEL auch im Dunkeln durch Erhöhung der Wassertemperatur auf 20° C hervorrufen läßt, beruht auf einer Abnahme der Menge des Pigments. Nach den Angaben von FISCHEL, die FLEMMING bestätigt, „ist an den gebleichten Larven erstens das im Epithel enthaltene Pigment bedeutend an Menge vermindert; zweitens sind die verästelten Pigmentzellen des Epithels nur selten mit Fortsätzen versehen, meist rund oder eiförmig zusammengezogen; drittens endlich sind die großen, verästelten Pigmentzellen in der Cutis fast sämtlich auf runde Formen kontrahiert".

Ebenso wie bei den Salamanderlarven fällt die Pigmentierung von Fundulusembryonen verschieden aus, je nachdem man sie sich im Dunkeln oder im Licht entwickeln läßt. Im Lichte entstehen, besonders in der Haut des Dottersacks, zahlreiche schwarze und rote Pigmentzellen, „welche auf die Blutgefäße kriechen und sie wie eine Scheide umhüllen". So gewinnen allmählich die Embryonen mit ihrem Dottersack ein ganz dunkles Aussehen. Bei der im Dunkeln gehaltenen Zucht dagegen bilden sich zwar im Körper des Embryos die Pigmentzellen, so im Pigmentepithel der Retina, in normaler Weise aus; der Dottersack aber wird völlig hell und durchsichtig. Es entstehen hier nur sehr wenige Pigmentzellen, die auch auf die Blutgefäße kriechen, aber anstatt wie bei den belichteten Embryonen eine fast lückenlose Scheide zu bilden, nur hie und da vereinzelt auftreten. In den Maschen zwischen den Gefäßen fehlen sie gegen das Ende der Entwicklung überhaupt.

Dauernder, vollständiger Lichtmangel ist der Pigmentbildung ungünstig. Ein Höhlentier, wie Proteus anguineus, der Bewohner der Adelsberger Grotte, ist daher vollkommen farblos. Er wird aber durch Pigmentbildung wieder etwas dunkler, wenn er im Aquarium bei Lichtzutritt gezüchtet wird (EIMER).

Auf die organischen Prozesse, und dadurch auch auf die Gestaltbildung, üben die stärker brechbaren, die

Digitized by Google

ultravioletten und die blauen Strahlen des Spektrums einen anregenden Einfluß aus, während die schwächer brechbaren, roten Strahlen in ihrer Wirkung dem völligen Mangel des Lichtes gleichkommen. Es gilt dies wieder sowohl von Pflanzen wie von Tieren.

Sachs züchtete jahrelang Pflanzen von Tropaeolum maius in halbgeschlossenen Kästen, deren eine Seite, von welcher allein Licht einfallen konnte, mit einer gläsernen Kuvette geschlossen war. In der Hälfte der Kästen wurde die Kuvette mit reinem Wasser, in der anderen Hälfte mit einer Lösung von schwefelsaurem Chinin gefüllt, durch welches die ultravioletten Strahlen durch Fluoreszenz in Strahlen geringerer Brechbarkeit umgewandelt werden. Es zeigte sich bei den Versuchen, daß in den Fällen, wo das Licht durch die Chininlösung ging, die Blütenbildung unterdrückt wurde; denn von 26 Pflanzen eines Versuches bildete nur eine einzige eine verkümmerte Blüte, während bei normaler Beleuchtung von 20 Pflanzen 56 Blüten entwickelt wurden.

Ein analoges Ergebnis erhielt Loeb bei entsprechenden Versuchen mit dem schon obenerwähnten Eudendrium racemosum. Er belichtete die Stöckchen durch Strahlen, welche entweder durch rote oder durch blaue Glasscheiben durchgehen mußten. Wieder zeigte es sich ausnahmslos, „daß nur die stärker brechbaren (blauen) Strahlen die Polypenbildung begünstigen, während die weniger brechbaren (roten) Strahlen wie die Dunkelheit wirken". Die in blauem Licht neugebildeten Polypen gingen sogar nachträglich noch zugrunde, wenn sie in rotes Licht gebracht wurden.

5. Die Temperatur.

Die organischen Gestaltungsprozesse werden durch Temperaturunterschiede in noch höherem Maße als durch das Licht beeinflußt, so vor allen Dingen und in der auffälligsten Weise die Geschwindigkeit des Wachstums. Eine von mir hierüber systematisch durchgeführte Experimentaluntersuchung habe ich schon im siebenten Kapitel (p. 161) mitgeteilt. Aber nicht nur die Zeitdauer des Entwicklungsprozesses, auch seine Form kann in dieser und jener Weise durch die Wirkung der Temperatur verändert werden. Wie für manche Pflanzen- und Tierarten durch Experimente festgestellt ist, haben extreme Temperaturunterschiede zur Folge, daß sich aus einer Anlage entweder nur die männliche oder nur die weibliche Form entwickelt. Melonen und Gurken, welche an demselben Stamme männliche und weibliche Blüten erzeugen, entwickeln bei hoher Temperatur nur die männliche, im Schatten und bei Feuchtigkeit dagegen nur die weibliche Form.

Sehr zu Abänderungen geneigt infolge von Temperaturdifferenzen sind die auf verschiedenartigen Pigmenten beruhenden Färbungen im tierischen Körper. Hier liegt ein für experimentelle Untersuchungen sehr geeignetes und lohnendes Gebiet vor. Verschiedene Untersuchungen, welche von Fischel und Flemming, von Dorfmeistet, Weismann, Standfuss und Fischer ausgeführt wurden, haben schon manche interessante Ergebnisse zutage gefördert.

Von Fischel und Flemming wurden Larven von Salamandra maculata in zwei Gruppen getrennt; die eine von ihnen wurde in fließendem Wasser von 5–7° Temperatur, die andere in stehendem Wasser bei einer Temperatur von 15–18° gezüchtet. Bei der ersten Gruppe nahm

die Haut ein immer dunkleres, schwärzliches Aussehen an; die Wärmelarven dagegen wurden zusehends heller. „Der früher schwarze Grundton der Farbe wird zunächst ein goldbrauner; am ganzen, früher gleichmäßig schwarzen Rumpfe treten helle Flecke hervor; am 3. Tage wird der Grundton mehr gelblich, besonders am Kopfe. In diesem Stadium verharren die Larven meist längere Zeit; es kann dieses Stadium auch wochenlang andauern; gewöhnlich jedoch sind die Larven nach längstens 2 Wochen ganz hell.“ Wenn die während längerer Zeit in kaltem oder in warmem Wasser gezüchteten Larven nachträglich noch in Wasser von höherer oder niederer Temperatur gebracht werden, so tritt jetzt zwar auch eine entsprechende Umfärbung, aber viel langsamer und in viel geringerem Grade ein. Fischel schließt hieraus, daß bei Salamanderlarven „in jungen Stadien eine weit lebhaftere Reaktion des Pigments auf äußere Reize hin stattfindet, daß ferner die durch Wärme oder Kälte hervorgerufene verschiedene Pigmentierung keinen bloß dem momentanen Reize der verschiedenen Temperaturen entsprechenden vorübergehenden Zustand darstellt, sondern daß sie sich allmählich stabilisiert und daher um so schwerer veränderlich ist, je länger sie bestanden hat“. Wärme und Kälte vermögen also die Färbung dauernd zu beeinflussen.

Die interessantesten Versuchsobjekte für das Studium der Temperatureinflüsse liefern unstreitig die Schmetterlinge mit ihren prachtvollen, charakteristischen Färbungen. Es gibt unter ihnen eine größere Anzahl von Arten, welche unter 2 oder 3 verschieden gefärbten und gezeichneten Formen vorkommen. Die eine von ihnen entwickelt sich aus Puppen, die überwintert haben, die andere aus Puppen, welche ihre ganze Entwicklung aus dem Ei, sowie auch die Raupen- und Puppenmetamorphose in den Frühjahrs- und Sommermonaten durchmachen. Die erste oder die Winterform hat daher ihre Flugzeit ihm Frühjahr, die zweite oder die Sommerform im Sommer und Herbst. Beide Formen sind bei einzelnen Arten, wie bei Vanessa (Fig. 417), so verschieden voneinander, daß sie als besondere Species beschrieben worden sind, bis die Kultur der einen Form aus den Eiern der anderen gelang.

Fig. 417. **Vanessa levana** ♀. A Winterform, B Sommerform (Vanessa prorsa). Aus Claus Grobben, Zoologie.

Die Erscheinung, daß eine Art in zwei Formen auftritt, die mit der Jahreszeit variieren, hat man als Saisondimorphismus bezeichnet. Man kennt einen solchen von Vanessa, von Papilio Ajax, Autocharis, Lycaena, von verschiedenen Pierisarten etc. Ihre Winterformen werden als Vanessa Levana (Fig. 417 A), Papilio Ajax Telamonides, Autocharis Belia, Autocharis Belemia, Lycaena Polysperchon, Pieris Bryoniae beschrieben; die zu ihnen gehörenden Sommerformen sind Vanessa prorsa (Fig. 417 B), Papilio Ajax Marcellus, Autocharis Ausonia, Autocharis glauca, Lycaena Amyntas, Pieris Napi. Durch künstliche Veränderung der Temperatur gelang es nun, wie Dorfmeister, Weismann, Standfuss und Fischer durch ausgedehnte Experimente nachgewiesen haben, aus der Puppe, welche die Sommerform liefern sollte, die Winterform

oder wenigstens Zwischenformen zwischen ihnen, welche allerdings in der Natur gewöhnlich nicht gefunden werden, künstlich zu züchten.

WEISMANN hat Puppen von Vanessa prorsa 4 Wochen lang bei einer Temperatur von 0—1° R gehalten. Als sie dann in Zimmertemperatur gebracht wurden, gewann er unter den ausgeschlüpften Schmetterlingen eine kleine Anzahl von Exemplaren, welche in ihrer Färbung so umgewandelt worden waren, daß man sie für die echte V. levana hätte nehmen können; nur wenige glichen der Sommerform, die meisten stellten Uebergänge von V. levana und V. prorsa dar und glichen mehr oder minder der sogenannten Prorima, „einer zuweilen auch im Freien beobachteten Zwischenform, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von Prorsa besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der Levana vermischt". Bei Pieris Napi hatte WEISMANN noch durchgreifenderen Erfolg. Durch dreimonatliche Abkühlung konnte er alle Exemplare der Sommerform in die Winterform (var. Bryoniae) überführen. Dagegen gelang es ihm nicht, die Wintergeneration von Vanessa zur Annahme der Sommerform zu zwingen.

Noch umfassender, weil mit Tausenden von Puppen ausgeführt, sind die von FISCHER vorgenommenen Experimente. Durch Kälte erhielt er von Vanessa antiopa L. die Varietät artemis. Von Vanessa Jo die Varietät Fischeri, von Papilio Machaon eine Abart, die der Wintergeneration entsprach. Ebenso ließen sich durch höhere Temperaturen von 34—36° C Veränderungen in der Zeichnung und Färbung hervorrufen: so lieferte Vanessa urticae eine Abart, die der in Sizilien vorkommenden Varietät ichnusa gleicht; Vanessa antiopa ergab die Varietät epione etc.

Entsprechende Umwandlungen hat STANDFUSS noch an zahlreichen anderen Schmetterlingsarten durch Aufzucht der Puppen bei sehr niedriger, resp. hoher Temperatur hervorgerufen. So konnte er Araschnia levana in A. prorsa, Chrysophanus amphidamas in Chr. obscura, Callimorpha dominula in Call. var. bithynica umprägen und verschiedenartige Aberrationen vom Trauermantel, Admiral, dem großen und kleinen Fuchs erhalten.

Auch den sogenannten sexuellen Färbungsdimorphismus konnte STANDFUSS in einigen Fällen auf experimentellem Wege aufheben. Durch Aufzucht der Puppen in der Wärme erhielten die weiblichen Zitronenfalter, welche weißgelb gefärbt sind, die lebhaftere zitronengelbe Färbung des Männchens. „Von unserem schönen Bergfalter, dem Apollo, welcher ebenfalls in den beiden Geschlechtern verschieden gefärbt ist, konnte das Weibchen durch Wärme in das Gewand des Männchens, das Männchen durch Kälte in das Gewand des Weibchens gekleidet werden" (STANDFUSS, XX 1905, p. 11).

Auf Grund derartiger Experimente liegt der Schluß nahe, daß die verschiedenen Varietäten, unter denen einzelne Schmetterlingsarten in der nördlichen, in der gemäßigten und in der heißen Zone auftreten, direkt durch die Einwirkung des Klimas auch in der freien Natur entstanden sind. EIMER, der dieser Ansicht ist, führt zu ihren Gunsten noch folgende erläuternde Beispiele auf.

„Der bei uns so gemeine Bläuling, Polyommatus Phlaeas, welcher von Lappland bis Sizilien vorkommt, hat in Lappland nur eine Generation im Jahr, in Deutschland zwei. Aber erst in Süddeutschland sind diese beiden Generationen verschieden, — in Norddeutschland sind sie sich noch gleich." „Ein anderer Bläuling, Lycaena Agestis, hat eine doppelte Jahreszeitenabartung: der Schmetterling kommt in dreierlei

Digitized by Google

Gestalt vor. A und B wechseln in Deutschland miteinander ab als Winter- und Sommerform, B und C dagegen folgen in Italien als Winter- und Sommerform aufeinander. Die Form B kommt also beiden Klimaten zu, aber in Deutschland tritt sie als Sommer-, in Italien als Winterform auf. Die deutsche Winterform A aber fehlt in Italien vollständig, die italienische Sommerform dagegen (var. Allous) kommt in Deutschland nicht vor. Damit ist also deutlich eine kleine Kette von offenbar durch klimatische Verhältnisse veranlaßten Umbildungen gegeben."

Entsprechende Ergebnisse wie bei den Schmetterlingen hat Tower (XX 1906) in einer ausgezeichneten Experimentaluntersuchung über die Entwicklung des Coloradokäfers, Leptinotarsa, erhalten. Sowohl Erhöhung wie Erniedrigung der Temperatur über oder unter das Normalmaß ruft charakteristische Veränderungen in der Pigmentierung und Zeichnung des Käfers hervor. Das Ergebnis fällt je nach dem Grad der Reizung, d. h. der Größe der Differenz zur Normaltemperatur, verschieden aus. Bei einer Abweichung von 5—7° C über oder unter die Norm nimmt die Pigmentierung bis zu einem Maximum zu; es entstehen melanotische Formen von Leptinotarsa decemlineata mit entsprechender Veränderung der Pigmentflecken und Streifen. Wenn die Temperaturdifferenz noch größer wird und 10° C und mehr beträgt, so ruft jetzt der stärker gewordene Reiz eine entgegengesetzte Wirkung, eine Abnahme der Pigmentierung und schließlich eine fast vollständige Unterdrückung derselben hervor. Es entstehen Käfer mit ausgeprägtem Albinismus, der häufig auch mit einer geringen Größenabnahme und stärkerer Sterblichkeit verbunden ist. Erniedrigung der Temperatur unter die Norm wird besser vertragen als Erhöhung derselben. Während bei dieser der Grenzwert schon bei 12° C erreicht wird, kann die Erniedrigung der Temperatur bis auf 23° C unter die Norm fortgesetzt werden. Auch hat Tower durch Studien über die geographische Verbreitung der Leptinotarsa decemlineata beobachten können, daß die Kälte- und Wärmeaberrationen Varietäten entsprechen, die innerhalb verschiedener geographischer Bezirke mit verschiedenem Klima vorkommen.

Interessant in dieser Hinsicht sind ferner die Beobachtungen Leo Adlers (XX 1916) über den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Schilddrüse bei Froschlarven. Im kälteren Höhenklima der Alpen aufgewachsene Tiere, die er während oder bald nach der Metamorphose untersuchte, haben eine relativ große Thyreoidea mit vielen kleinen Follikeln. Dagegen zeichnen sich Larven des warmen Adriagebietes durch verhältnismäßig kleine Schilddrüsen mit spärlichen, großen Drüsenbläschen aus. Adler gelang es nun auch experimentell, je nachdem er Froschlarven in der Hitze oder Kälte züchtete, charakteristische Veränderungen an der Schilddrüse hervorzurufen. Da gleichzeitig die Thyreoidea durch ihre innere Sekretion die Metamorphose beeinflußt (vgl. p. 594), so erklärt sich wahrscheinlich die Hemmung oder die Beschleunigung derselben, wie sie bei Züchtung bei verschiedener Temperatur beobachtet wird, zum großen Teil durch die wechselnde Ausbildung und Funktion dieser endokrinen Drüse. Sie ist in Hitzekulturen stark reduziert, und als Folge davon auch die Metamorphose deutlich verzögert, so daß die frisch metamorphosierten Frösche größer sind als die Kontrolltiere, die bei mittlerer Temperatur gezüchtet sind. Mithin wirken die äußeren Faktoren, in diesem Falle die Temperatur, auf dem Wege über die Organe mit innerer Sekretion auf die gesamte Körperform verändernd und bestimmend ein.

Digitized by Google

6. Die Radium- und die Röntgenstrahlen.

Ein noch wenig durchforschtes Reizmittel, welches sehr intensive Wirkungen auf Pflanzen und Tiere ausübt und gegenwärtig das Interesse weiter Kreise auf sich gezogen hat, sind die β- und γ-Strahlen. die in der Radium- und Röntgentherapie der Medizin eine Rolle spielen. Sie üben bei schwächerer Dosierung auf pflanzliche und tierische Lebensprozesse einen hemmenden, bei stärkerer Dosierung einen in kurzer Zeit abtötenden Einfluß aus. Am besten läßt sich dies bei Bestrahlung junger Entwicklungsstadien von Pflanzen und Tieren erkennen. Nach den ausgedehnten Untersuchungen von KOERNICKE und GUILLEMINOT auf botanischem Gebiet keimen Samenkörner, die vor der Keimung bestrahlt wurden, nur langsam aus und sterben, im Unterschied zu den Kontrollen, entweder bald ab oder liefern nur kleine, schwächliche und verkümmerte Pflänzchen. Bei stärkerer Dosis geht die Keimfähigkeit überhaupt ganz verloren. Bei Bestrahlung der Samen während der Keimung wird das Wachstum der jungen Pflänzchen verlangsamt, doch nimmt die schädliche Wirkung der β- und γ-Strahlen in demselben Maße ab, als es bei schon älter gewordenen Pflänzchen angewandt wird.

Aehnliches läßt sich bei tierischen Embryonen feststellen. In Furchung begriffene Froscheier, die mit schwachen Radiumpräparaten auch nur sehr kurze Zeit (5—15 Minuten) bestrahlt worden sind, entwickeln sich zwar noch tage- und wochenlang weiter, aber in sehr verlangsamtem Tempo und bleiben im Vergleich zu gleichalterigen Kontrolllarven kleiner. Es könnte hierin eine gewisse Uebereinstimmung mit der Verlangsamung der Entwicklung, wie sie durch niedere Temperatur hervorgerufen wird und auf p. 161 beschrieben wurde, erblickt werden. Dieselbe erweist sich indessen bei genauerer Untersuchung nur als eine sehr oberflächliche. In Wahrheit besteht zwischen Wärme- und Radiumstrahlen ein fundamentaler Unterschied in ihrer Einwirkung auf die lebende Substanz. Die Wärmestrahlen hinterlassen, solange die physiologischen Grenzen nicht überschritten werden, keine Nachwirkung von nennenswerter Dauer im Lebensprozeß der Zelle. Dagegen wirkt die Radiumstrahlung noch lange Zeit, nachdem sie aufgehört hat, in der Zelle nach; ja sie macht sich sogar später in einer viel mehr auffälligen und störenden Weise als am Anfang geltend. Durch die Radiumstrahlung müssen daher schädliche Veränderungen in der Konstitution des Keimes erzeugt werden, die entweder von Dauer sind, oder nur zum Teil und sehr allmählich wieder rückgängig gemacht werden können. Die volle Wirkung der Bestrahlung tritt so überhaupt erst kürzere oder längere Zeit nach ihrer Anwendung, nach einem Stadium der Latenz, wie man sich ausdrückt, zutage und bleibt dann auch in ihren Folgen bestehen. „La plante paraît“, wie sich GUILLEMINOT ausdrükt, „incapable de réparer par la suite le mal causé dès les premiers stades.“ — Tierische Embryonen werden und bleiben pathologisch. Besonders einzelne Organsysteme werden auffallend stärker von der Schädigung betroffen, wie das Nervensystem und die höheren Sinnesorgane, die Muskulatur, Blut und Blutgefäße.

Aus ausgedehnten Versuchen am ausgebildeten Tier und am Menschen geht die interessante und wichtige Tatsache hervor, daß die Wirkung der Radium- und Röntgenstrahlen auf die Gewebe eine „selektive“ ist, insofern einige Zellen und Gewebe in einem höheren Grade als andere gegen die Bestrahlung reagieren. Im allgemeinen scheinen die

Digitized by Google

Zellen um so empfindlicher zu sein, je mehr sie den Charakter von Keimzellen besitzen und sich durch Teilung rascher zu vermehren die Neigung haben. Bei Radiumentzündungen der Haut werden in erster Linie das Rete Malpighi, die äußeren Wurzelscheiden und der Bulbus des Haares verändert gefunden. Besonders aber sind es zwei Gewebe und Organe des Körpers, welche am frühzeitigsten und intensivsten durch β- und γ-Strahlen geschädigt werden, 1) die männlichen und die weiblichen Keimdrüsen mit den Samenzellen und den Eiern und 2) Blut und Lymphe mit den zu ihnen gehörigen hämatopoetischen Organen, der Milz, den Lymphdrüsen, dem Knochenmark.

Was den ersten Punkt betrifft, so trat bei Ratten, Kaninchen etc., bei denen die Körpergegend, in denen die Hoden liegen, längere Zeit bestrahlt wurde, bald vollständige Sterilität ein (Seldin, Bergonié und Tribondeau, Régaud und Dubreuil, Barratt und Arnold). Bei mikroskopischer Untersuchung waren in den Tubuli seminiferi die spezifischen, samenbereitenden Elemente, Spermatogonien und Spermatocyten, vollständig zugrunde gegangen, dagegen waren die Sertolischen Zellen und das Bindegewebe erhalten geblieben. In der Samenflüssigkeit, die von den akzessorischen Drüsen auch wieder ausgeschieden wird, sind keine lebenden Samenfäden mehr nachzuweisen (Azoospermie). Schon eine Bestrahlung von 6 Stunden kann zur Erzeugung einer Sterilität genügen. Dieselbe ist eine bleibende, da die zugrunde gegangenen Spermatogonien nicht wieder ersetzt werden können. Eine durch X-Strahlen erzeugte Sterilität ist übrigens auch beim Menschen, sowohl bei Arbeitern der Röntgenindustrie, als bei bestrahlten Patienten gelegentlich beobachtet worden. Aehnliches wie vom Hoden wird auch vom Eierstock berichtet.

Die zweite, durch β- und γ-Strahlen leichter beeinflußbare Gewebsgruppe sind Blut, Lymphe und die zugehörigen hämatopoetischen Organe. Wenn man ein kleines Säugetier längere Zeit ganz bestrahlt, so läßt sich bald eine große Verminderung in der Zahl der weißen Blutkörperchen beobachten. Sie ist einerseits durch ihren massenhaften Zerfall, andererseits durch mangelnden Wiederersatz hervorgerufen. Denn gleichzeitig haben sich auch alle zur Blutbildung in nächster Beziehung stehenden Organe verändert. Auch in den Lymphfollikeln und Lymphknoten, in den Malpighischen Körperchen der Milz findet ein Untergang von Leukocyten statt, deren Zerfallsprodukte sich in der Pulpa anhäufen. Auch das rote Knochenmark zeigt Veränderungen. Die infolge der Bestrahlung eintretende Verarmung des Blutes an Leukocyten bezeichnet man als Leukopenie.

7. Chemische Reize.

Auf den Ablauf der zahllosen chemischen Prozesse, die für die Lebenstätigkeit der verschiedenen Gewebe charakteristisch sind und welche eine große Fülle eigentümlicher und komplizierter Körper, wie Glutin, Elastin, Chondrin, Mucin, Melanin, Myosin, Myelin etc. etc., erzeugen, kann es natürlich nicht gleichgültig sein, welche festen, flüssigen und gasförmigen Stoffe und in welcher Menge in das chemische Laboratorium des Organismus eingeführt werden. Denn je nachdem wird dieser oder jener chemische Prozeß im Organismus eine Abänderung erfahren können. Und hierdurch können wieder Wachstums- und Gestaltungsprozesse in Mitleidenschaft gezogen werden. Daher bilden denn chemische Körper

Digitized by Google

in festem, flüssigem oder gasförmigem Zustand mit ihren eigentümlichen Kräften ebenfalls wichtige, außerordentlich mannigfaltige Reize, welche gleich den mechanischen, thermischen etc. die Gestaltbildung und Entwicklungsweise bei Pflanzen wie bei Tieren direkt beeinflussen.

a) Beeinflussung bei Pflanzen.

Es ist bekannt, wie die im Boden enthaltenen Nährstoffe das Wachstum vieler Pflanzen modifizieren, wie manche Arten auf einem fetten oder zu stark gedüngten Boden ins Kraut schießen, aber dabei nicht zur Blüten- und Fruchtbildung gelangen. „Alle Blumenzüchter sind", wie DARWIN ausführt, „einstimmig der Ansicht, daß gewisse Varietäten durch sehr unbedeutende Differenzen in der Natur der künstlichen Erde, in welcher sie gezogen werden, durch den natürlichen Boden des Distrikts affiziert werden."

Ohne geringe Spuren von Eisensalzen z. B. ist eine normale Entwicklung chlorophyllhaltiger Pflanzen nicht möglich. Wird ein keimendes Pflänzchen in einer eisenfreien Nährstofflösung gezüchtet, so macht sich schon in wenigen Tagen die von GRIS nachgewiesene Erscheinung der Chlorose bemerkbar. Die zur Entfaltung gelangenden Blätter bleiben weiß, weil in ihren Zellen keine Chlorophyllkörner gebildet werden. Da nun aber ohne Chlorophyll der ganze Assimilationsprozeß der Pflanze nicht vor sich gehen kann, hören schließlich die Keimpflänzchen, die in eisenfreier Nährstofflösung gezüchtet werden, auch wenn in ihr sonst alle zum Wachstum nötigen Stoffe reichlich vorhanden sind, überhaupt ganz zu wachsen auf und müssen so nach einiger Zeit zugrunde gehen. Es genügt jedoch, Spuren eines löslichen Eisensalzes zur Nährlösung nachträglich hinzuzusetzen, um schon nach 48 Stunden ein Ergrünen der Blätter und damit auch die Möglichkeit weiterer Entwicklung hervorzurufen. Ebenso ergrünt auch bald das chlorotische Blatt, wenn man seine Oberfläche mit einer dünnen Eisenvitriollösung bestreicht, die allmählich von den Zellen aufgenommen wird.

Durch Beimengung bestimmter Substanzen zur Nährflüssigkeit kann man manche Pflanzen zu abweichender Gestaltbildung veranlassen. So berichtet KNOP in den Schriften der sächsischen Akademie über Experimente an Maispflanzen, die in einer Nährflüssigkeit gezüchtet wurden, welche unterschwefelsaure Talkerde enthielt. Die Pflanzen brachten es bis zur Entwicklung eines Blütenstandes. Dieser wich indessen infolge der veränderten Ernährungsweise der Keimpflanzen vom normalen Habitus so erheblich ab, daß KNOP sich zu folgender Bemerkung veranlaßt sah: „Faßt man die Eigentümlichkeiten der neuen Pflanze in den Ausdrücken der üblichen Terminologie zusammen und vergleicht die Diagnose mit der der Gattung Zea, so findet man die Abweichung so stark, daß man sie dieser Gattung nicht mehr einreihen kann."

Nach LESAGE macht die Nähe des Meeres und die Benetzung mit Salzlösungen die Blätter der Pflanzen fleischiger, bringt das Palisadenparenchym zur Entwicklung und vermindert das Chlorophyll.

„Die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe geht auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blütenbildung über" (SACHS).

b) Beeinflussung bei Tieren.

Zahlreiche und mannigfaltige Beispiele liefern uns auch die Tiere.

Bekannt sind die mit Phosphor und Arsen angestellten interessanten Experimente von WEGNER, GIES und KASSOWITZ. Durch

Digitized by Google

kleinste, täglich verabreichte Gaben von Phosphor (0,0015 g) oder von Arsen (0,0005—0,001 g) werden in der kürzesten Zeit erhebliche Veränderungen in der Knochenentwicklung hervorgerufen; sie zeigen sich überall da, wo Knochensubstanz neu gebildet wird, sowohl an den Epiphysen als am Periost. Es wird die normale Einschmelzung des verkalkten Knorpels und der jüngsten Knochenteile eingeschränkt. An den Epiphysen wird anstatt spongiöser eine ziemlich kompakte, eigenartig modifizierte Knochensubstanz erzeugt, an welcher man auf den ersten Blick einen normal entwickelten, von einem unter Phosphor- und Arsenfütterung entstandenen Knochen unterscheiden kann. Durch periostale Auflagerungen wird die Diaphyse dicker, zumal da auch die von seiten des Markraums erfolgende Resorption von Knochensubstanz abgenommen oder ganz aufgehört hat. Ja es kann sogar durch längere Zeit forsgesetzte Fütterung bei Hühnern das Mark der Röhrenknochen in Knochengewebe umgewandelt werden.

Durch Entziehung des zur Skelettbildung erforderlichen Kalks kann man ebenfalls formative Prozesse abändern. Solche Versuche haben Pouchet und Chabry mit Erfolg an Seeigeleiern ausgeführt, welche sie in kalkfreiem Meerwasser sich entwickeln ließen. Infolgedessen konnten beim Uebergang der Gastrula in die Pluteusform die Kalknadeln, welche sich zum Skelett der Arme verbinden, wegen mangelnden Baumaterials nicht gebildet werden. Die unterdrückte Entwicklung des Skeletts ist dann wieder die Ursache geworden, daß auch das weiche Gewebe der Arme ebenfalls nicht zur Anlage gekommen ist. „Kaum zeigte eine unbedeutende Verdickung des Ektoderms — bemerken die französischen Forscher — eine schwache Tendenz des äußeren Blattes an, für die Arme noch einige Zellen mehr zu erzeugen.“

Zur Veränderung tierischer Formbildung durch stoffliche Einwirkungen rechne ich eine Reihe bemerkenswerter Erscheinungen, welche uns hie und da auf dem Gebiet der Biologie der Tiere entgegentreten, und welche teils in neuerer Zeit durch Schmankewitsch und Koch, durch Grassi und Emery beobachtet, teils aus der älteren Literatur durch Darwin zusammengestellt worden sind.

Schmankewitsch hat Artemia salina mehrere Generationen hindurch gezüchtet, indem er allmählich den Salzgehalt des Wassers erhöhte. Er konnte auf diese Weise bei den gegen Salzgehalt ungemein empfindlichen Tieren Veränderungen an den Schwanzborsten und Schwanzlappen hervorrufen, bis schließlich eine Form entstand, welche der Artemia Mühlhausenii genau entsprach. Ebenso konnte er durch Verdünnung des Salzwassers die Artemia salina in einer anderen Richtung verändern und allmählich in die Form Branchipus umwandeln.

Einen ähnlichen Fall von der Einwirkung veränderten Salzgehaltes auf die Schalenbildung von Muscheln berichtet Costa. Junge, von den Küsten von England genommene Austern, wenn sie in das Mittelländische Meer versetzt werden, verändern alsbald ihre Wachstumsweise und bilden vorragende, divergierende Strahlen, wie sie den Schalen der eigentlichen Mittelmeeraustern eigentümlich sind.

Dankbare Objekte für Fütterungsexperimente sind die Raupen der Schmetterlinge. Es ist eine bekannte, besonders durch Experimente von dem Lepidopterologen Koch festgestellte Tatsache, „daß, wenn man die Raupe unseres deutschen Bären schon vom Ei aus bis zur Verwandlung mit Blättern von Lactuca sativa oder Atropa belladonna füttert, alsdann von den daraus hervorgegangenen

Digitized by Google

Schmetterlingen keiner dem ursprünglichen mehr gleicht. In der Regel erzielt man aus Raupen, die mit Salat gefüttert wurden, Exemplare, bei welchen die weiße Grundfarbe der Oberflügel vorherrscht; die Tollkirsche läßt öfters die braunen Zeichnungen auf den Oberflügeln zusammenfließen und das Weiße verschwinden; ebenso vereinigen sich die blauen Zeichnungen auf den Unterflügeln und verdrängen die orangegelbe Grundfarbe.“ In ähnlicher Weise konnte Koch bei anderen Arten, wie dem Wegerich- und dem Föhrenspinner (Gastropacha pini) Veränderungen in der Färbung zu erzielen. Zu entsprechenden Ergebnissen ist Pictet durch Ernährung der Raupen von Ocneria dispar und Lasiocampa quercus mit Blättern anderer Futterpflanzen als der für die Art üblichen gelangt. Zieht man außer diesen Experimenten noch die Tatsache in Betracht, daß „zahlreiche, wenig verschiedene, verwandte Vanessaarten, so V. polychloros, xanthomelas, album und urticae ihre Eier an verschiedene Futterpflanzen ablegen“, so ist die Ansicht von Eimer nicht unbegründet: „es seien viele neue Schmetterlingsarten wohl dadurch entstanden, daß Raupen sich zu irgendeiner Zeit einem Futterwechsel anzubequemen gezwungen waren“.

Auch für die Klasse der Vögel liegt eine Anzahl ähnlicher Erfahrungen vor, welche Darwin gesammelt hat. „Die Fütterung mit Hanfsamen wird die Ursache, daß Gimpel und gewisse andere Vögel schwarz werden. Nach den Angaben von Wallace füttern die Eingeborenen des Amazonenstromgebietes den gemeinen, grünen Papagei (Chrysotis festiva) mit dem Fett großer, welsartiger Fische, und die so behandelten Vögel werden wundervoll mit roten und gelben Federn gefleckt. Im Malaiischen Archipel verändern die Eingeborenen von Gilolo in einer analogen Weise die Farben eines anderen Papageis, nämlich des Lorius garulus, und produzieren hierdurch den Lori rajah oder Königslori. Werden diese Papageien auf den malaiischen Inseln und in Südamerika von den Eingeborenen mit ihrem natürlichen vegetabilischen Futter, wie Reis und Pisang gefüttert, so behalten sie ihre gewöhnlichen Farben.

Noch eigentümlicher ist ein zweiter von Mr. Wallace angeführter Fall: „Die Indianer von Südamerika besitzen eine merkwürdige Kunst, durch welche sie die Farben der Feder vieler Vögel verändern. Sie rupfen diejenigen von den Teilen, die sie zu färben wünschen, aus und impfen in die frische Wunde die milchige Sekretion der Haut einer kleinen Kröte. Die Federn wachsen nun mit einer brillanten, gelben Farbe, und werden sie ausgerupft, so sollen sie von derselben Farbe wieder wachsen, ohne irgendeinen frischen Eingriff.“

Nahrungseinflüsse werden um so leichter tiefere Veränderungen hervorzurufen imstande sein, auf je früheren Stadien der Ei-Entwicklung sie einen Organismus treffen. Als Belege hierfür seien die Bienen, Termiten und Ameisen angeführt. Wie Emery, Grassi, Herbert Spencer etc. glauben annehmen zu müssen, wird der bei diesen Tierstaaten beobachtete Polymorphismus der Individuen (Fig. 418) direkt durch die äußeren Einflüsse hervorgerufen, welchen die Eier in bezug auf Wohnung und Nahrung während ihrer Entwicklung ausgesetzt werden.

Nach den zahlreichen Beobachtungen und Experimenten der Bienenzüchter sind die befruchteten Eier der Bienenkönigin fähig, sowohl Arbeiterinnen als wieder Königinnen zu werden. Es hängt dies lediglich davon ab, in welche Zellen des Bienenkorbes die Eier gebracht

und in welcher Weise sie ernährt werden. In besonders großen Zellen (Weiselwiegen) und bei reichlicher Ernährung werden sie zu Königinnen, bei knapper Kost in engeren Zellen zu Arbeiterinnen. Es können sogar nachträglich Larven von Arbeiterinnen durch reichlicheres Futter, wenn es noch zeitig genug geboten wird, in Königinnen umgewandelt werden.

Auch für die Termiten (Fig. 418) ist dem italienischen Zoologen Grassi der Nachweis gelungen, daß sie es in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu regulieren und Soldaten je nach Bedürfnis zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtstieren beschleunigen können.

In ähnlicher Weise erklärt Emery die Arbeiterbildung bei den Ameisen „aus einer besonderen Reaktionsfähigkeit der Keimplasma, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körperteile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muß die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtsteile bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt". Zwischen der Verkümmerung der Geschlechtsdrüsen und der stärkeren Ausbildung des Kopfes findet eine Korrelation statt, gerade so wie bei den Wirbeltieren zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und manchen sekundären Sexualcharakteren. Ganz passend hat daher Emery die Verschiedenheit der Individuen bei Termiten, Bienen und Ameisen als Nahrungspolymorphismus bezeichnet.

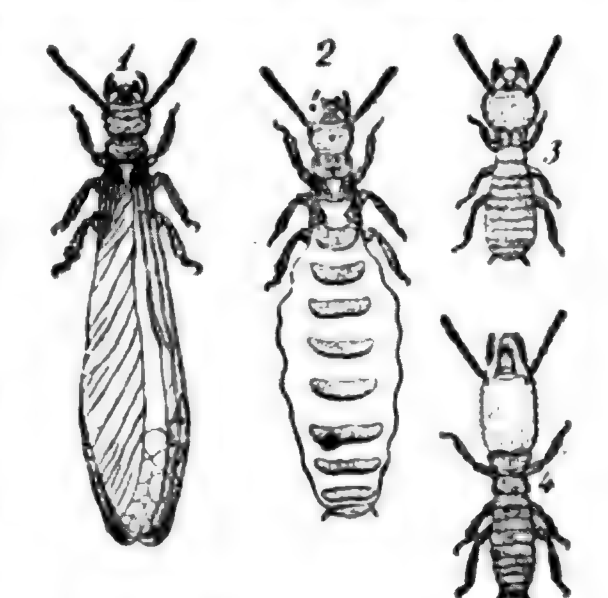


Fig. 418. **Termes lucifugus.** 1 Geflügeltes Geschlechtstier; 2 Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben; 3 Arbeiter, 4 Soldat. Aus Leunis-Ludwig.

Wie groß die Unterschiede zwischen den Arbeiterinnen einer und derselben Ameisenart in dem gleichen Stock werden können, lehrt in instruktiver Weise eine Abbildung, welche Weismann nach Präparaten von Aug. Forel von drei Arbeiterinnen der in Indien lebenden Ameise Pheidologeton diversus gegeben hat (Fig. 419).

Nach unserer Erklärung läßt sich auch recht gut die durch sorgfältige Beobachter (Ch. Darwin, Emery etc.) festgestellte Tatsache verstehen, daß bei manchen Arten der Ameisen die verschiedenen extremen Individuen durch Zwischenformen allmählich ineinander übergehen (viele Myrmiciden, die meisten Camponotiden, Azteca). Uebergänge finden sich sowohl in bezug auf die Größenverhältnisse als auch hinsichtlich der Verkümmerung der Geschlechtsorgane und auch hinsichtlich der sehr verschiedenen Struktur ihrer Kiefer etc. Sie erklären sich, wie Spencer mit Recht hervorhebt, dadurch, daß die Entziehung der Nahrung bei allen Eiern nicht zur selben Zeit während ihrer Entwicklung stattgefunden hat.

Tiefgehenden Einfluß übt ferner die Beschaffenheit der Nahrung auf die Ausbildung des Darmkanals bei höheren Tieren aus. Bekannt ist,

Digitized by Google

daß die fleischfressenden Säugetiere einen kurzen, die an die voluminöse Pflanzennahrung angepaßten Herbivoren dagegen einen langen Darm besitzen. Den sowohl tierische wie pflanzliche Nahrung zu sich nehmenden Omnivoren kommt dagegen eine mittlere Darmlänge zu. Experimentell läßt sich die funktionelle Anpassung der Darmlänge an die Art der Nahrung, namentlich bei Froschlarven, sehr schön nachweisen. Werden die Larven mit reiner Fleischnahrung aufgezogen, so bleibt der Darm, wie BABÁK berichtet, bedeutend kürzer, als wenn sie rein pflanzliche Kost erhalten. Bei gemischter Kost dagegen nimmt die Länge des Darmes eine deutliche Mittelstellung ein. Denn es verhält sich die Resorptionsfläche des Darmes der Fleischlarven zu der der Pflanzenlarven wie 1 : 2.

Von großem Interesse sind die Fütterungsversuche, die GUDERNATSCH an Froschlarven mit verschiedenen innersekretorisch wirksamen Organen anstellte. Als er Kaulquappen auf verschiedenen Entwicklungsstadien mit Schilddrüsensubstanz vom Pferd oder Rind fütterte, begannen die Larven schon nach wenigen Tagen, viel früher als die gleichalten Kontrolltiere, zu metamorphosieren. Die Extremitäten sproßten hervor und der Schwanz wurde resorbiert; es entstanden so Zwergfröschchen, die allerdings meist, bald nachdem sie das Wasser verlassen hatten, zugrunde gingen. Ja selbst auf ganz junge, eben erst aus der Gallerthülle ausgeschlüpfte Froschembryonen erwies sich die Schilddrüsensubstanz, in geringer Menge dem Wasser zugesetzt, äußerst wirksam. Die Extremitätenknospen begannen sofort ihr Wachstum, während die ganze Larve nicht mehr weiter wuchs und der Schwanz sich bald sogar verkürzte. — Eine der Thyreoidea entgegengesetzte Wirkung konnte dagegen GUDERNATSCH erzielen, als er Froschlarven mit Thymusdrüse fütterte. Er erhielt Riesenlarven, die viel später als die Kontrollen zur Metamorphose schritten.

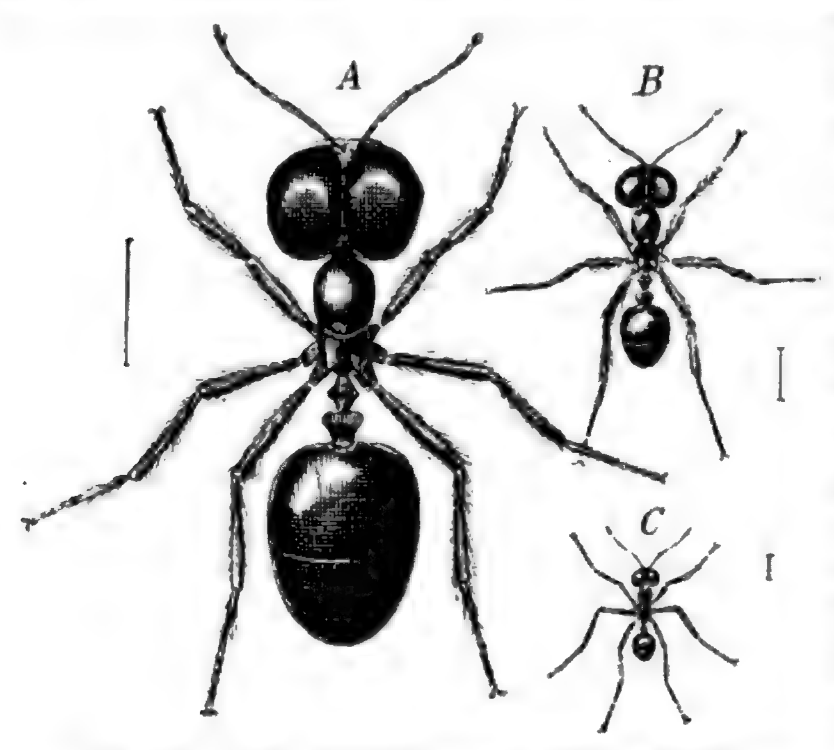


Fig. 419. Drei Arbeiterinnen derselben Ameisenart **Pheidologeton diversus** aus Indien. Nach WEISMANN. A größte Arbeiterform, B mittlere, C kleinste Arbeiterform.

Diese Resultate von GUDERNATSCH sind von ROMEIS, BABÁK und ADLER bestätigt und weiter ergänzt worden. Interessant ist, daß Axolotl durch geringe Mengen von Schilddrüse sofort zur Metamorphose veranlaßt werden können, wobei nach wenigen Tagen nach der Fütterung die Kiemen und der breite Flossensaum resorbiert werden, die Lungenatmung einsetzt, der Schwanz eine drehrunde Form annimmt, und die ganze äußere Gestaltung des Tieres sich völlig ändert und die Amblystomaform annimmt.

Digitized by Google

Wie in den angeführten Beispielen normale Formwandlungen, so lassen sich endlich auch ganz charakteristische Monstrositäten erzielen, wenn bestimmte chemische Substanzen oft in ganz minimalen Quantitäten auf Eier, namentlich in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung, einwirken.

Der Zoologe Herbst hat durch Zusatz geringer Mengen von Lithiumsalz zum Meerwasser (auf 1940 ccm Meerwasser 60 ccm einer 3,7-proz. Lithiumsalzlösung in Leitungswasser) aus den befruchteten Eiern eines Seeigels, des Sphaerechinus granularis, eigentümlich gestaltete Lithiumlarven, wie er sie nennt, erhalten (Fig. 420). Die Eigentümlichkeit ihrer Entwicklung besteht darin, daß der Bezirk der Keimblase, welcher zum Darm wird (*ua*), sich infolge der Einwirkung des Lithiumsalzes nicht in die Blastulahöhle einstülpt, sondern geradezu in entgegengesetzter

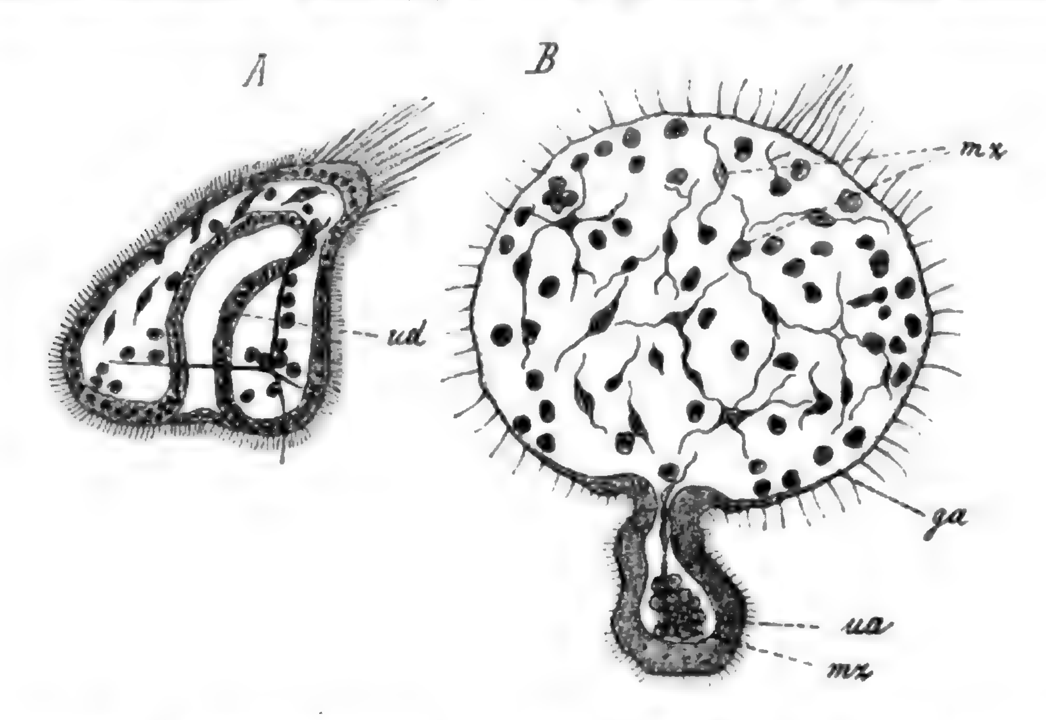


Fig. 420. **A Normale Gastrula von Echinus microtuberculatus. B Gastrula von Sphaerechinus granularis,** welche in Meerwasser, dem etwas Lithiumchlorid zugesetzt war, gezüchtet ist. Nach Herbst. *ud* Normaler Urdarm. *ua* Hervorgestülpter Urdarmabschnitt (Exogastrula). *ga* Ektodermaler Gastrulawandabschnitt. *mx* Mesenchymzellen.

Richtung nach außen als Fortsatz hervorwächst. Werden die Larven zu geeigneter Zeit in reines Meerwasser zurückgebracht, so bleibt der Darm nach außen hervorgestülpt, der übrige Körperteil aber beginnt die für die Pluteusform charakteristischen Veränderungen zu erleiden und die Arme, den Wimperring, Mesenchym und Kalknadeln zu entwickeln. Um die Reaktion zu erzielen, muß das Salz auf die Eier während der ersten Entwicklungsstadien einwirken; Eier, welche auf späteren Furchungsstadien oder als junge Blastulae noch in die Lithiummischung gebracht werden, erleiden nicht mehr die oben beschriebene Veränderung.

Aus Frosch- und Axolotleiern erhielt ich Embryonen mit teilweiser Anencephalie und Hemikranie, wenn sie sich in Kochsalzlösungen von 0,6 Proz. (resp. 0,7 Proz.) entwickelten (Fig. 421, 422, 423). Die zur Anlage der nervösen Substanz dienenden Teile des äußeren Keimblattes werden durch den chemischen Eingriff geschädigt.

Digitized by Google

Die Nervenplatte, anstatt sich rechtzeitig zum Rohr zu schließen, bleibt flach ausgebreitet, ein Zustand, der meist auf den Bereich des dritten bis fünften Hirnbläschens beschränkt ist. Die nicht zum Verschluß gelangten Partien der Nervenplatte zeigen später Zerfallserscheinungen und sind außerstande, Nervensubstanz zu entwickeln.

Näheres über die Amphibienlarven mit Anencephalie und Rückenmarksspalte ist aus den Figg. 421—423 und der ihnen begefügten Erklärung zu ersehen.

Fig. 421.

Fig. 422.

Fig 423.

Fig. 421. **Embryo von Rana fusca.** Aus einem Ei, das nach der Befruchtung am 10. März in einer 0,6-proz. Kochsalzlösung bis zum 14. März gezüchtet wurde, vom Rücken gesehen. Die 3.—5. Hirnblasenanlagen haben sich nicht zum Rohr geschlossen. *hp* Hirnplatte, umgeben von einem Saum der Epidermis *s*.

Fig. 422. **Embryo von Axolotl mit Anencephalie und Spalten im Medullarrohr.** Aus einem Ei, das vom 26. November bis 4. Dezember in einer 0,6-proz. Kochsalzlösung gezüchtet wurde. *hp* Hirnplatte; *r* Rinne zwischen beiden Hälften derselben; *s* Hautsaum; mr^1, mr^2 zwei Spalten im Nervenrohr; *sch* Schwanzhöcker.

Fig. 423. **Querschnitt durch die unentwickelt gebliebene Hirnanlage des in Fig. 422 abgebildeten Embryos in der Gegend der Ohrbläschen.** *hp* Hirnplatte; *r* mediane Rinne derselben; *ch* Chorda; *s* Saum der Epidermis an der Grenze der offen gebliebenen Hirnplatte; *hb* Hörbläschen; *kd* Kopfdarmhöhle.

Durch Zusatz von Magnesiumchlorid zum Meerwasser konnte STOCKARD Embryonen des Fisches Fundulus heteroclitus züchten, die nur ein einziges in der Mitte des Kopfes gelegenes Auge besaßen. Dieses unpaare „Cyklopen"-Auge enthielt nur eine Linse und war durch Verschmelzung der beiden primären Augenblasen, die nach der Kopfmitte zusammenrückten, entstanden.

Manche Mißbildungen bei Säugetieren und beim Menschen werden sich vielleicht in ähnlicher Weise als Chemomorphosen erklären lassen, entstanden durch abnorme Stoffwechselprozesse von seiten der Wandungen der Gebärmutter.

Digitized by Google

EINUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

8. Reize zusammengesetzter Art.

In den seltensten Fällen sind die äußeren Ursachen, die auf einen Organismus umgestaltend einwirken, einfacher Art. Meist kommen gleichzeitig viele Faktoren zusammen, so daß man ihre einzelnen Wirkungen nicht voneinander trennen und nur von einem verändernden Einfluß der allgemeinen Lebensbedingungen sprechen kann. Das mag zum Teil schon bei einigen Beispielen der Fall sein, welche auf den vorausgegangenen Seiten besprochen worden sind, wie bei den Schattenblättern, bei Artemia usw.

In ihrem allgemeinen Habitus und in vielen Zügen ihrer Organisation sind die Wasser- von den Landpflanzen unterschieden, was sich aus den andersartigen mechanischen, chemischen, thermischen und anderen Bedingungen des umgebenden Mediums, hier des Wassers, dort der Luft, erklärt. So sind bei Wasserpflanzen die mechanischen Gewebe gar nicht oder nur in viel geringerem Maße als bei Landpflanzen entwickelt, weil Zweige und Blätter mit dem Wasser nahezu das gleiche spezifische Gewicht haben und flottierend aufrecht erhalten werden. Da Wasseraufnahme und Wasserabgabe bei ihnen in anderer Weise als bei Landpflanzen erfolgen, fehlen die saftleitenden Gefäße oder sind wenig entwickelt; die Blätter sind zarter, mit dünner Cuticula. Ihr Bau wird statt dorsiventral mehr isolateral.

Nun gibt es auch eine Anzahl von Pflanzenarten (Mentha aquatica, Glechoma hederacea, Scrophularia), welche in Sümpfen oder am Rand von Bächen und Flüssen wachsend, gelegentlich auch längere Zeit ganz in Wasser eingetaucht leben können; auch können sie künstlich unter Wasser gezüchtet werden. Die unter Wasser entstandenen Teile dieser gewissermaßen akzidentellen Hydrophyten zeigen gleichfalls morphologische Abänderungen mehr oder minder ausgeprägter Art: sie nähern sich der Struktur echter Hydrophyten und lassen sich als Zeugnisse für den umgestaltenden Einfluß des Wasserlebens verwerten.

Aehnliche durch Verschiedenheit der äußeren Faktoren hervorgerufene Gegensätze wie zwischen Land- und Wasserpflanzen treten uns zwischen der Vegetation der nördlichen gemäßigten und der tropischen Länder, zwischen der Vegetation der Alpen und der Ebene oder eines Kulturlandes und der Wüste entgegen. Alpine Pflanzen z. B., die an der Grenze des ewigen Schnees nur wenige Sommermonate nicht vom Schnee bedeckt sind und unter ganz besonderen Verhältnissen der Sonnenstrahlung und Temperatur vegetieren, zeigen Zwergwuchs, haben aber ein mächtig entwickeltes Wurzelwerk, intensiv gefärbte Blüten etc.

Digitized by Google

In die Ebene verpflanzt, verändern sie ihren Habitus, nehmen aber die alpine Form wieder an, wenn sie oder ihre Nachkommen aus der Ebene an den ursprünglichen Standort zurückgebracht werden, wie die alpinen Arten von Hieracium, mit denen Nägeli experimentierte. Daher kann dieselbe Pflanzenspecies, je nach den Standorten, an denen sie gezüchtet wird, in verschiedenen Standortsmodifikationen auftreten.

Zu zahlreichen Variationen neigen besonders die der Kultur unterworfenen Gewächse, weil sie den verschiedenartigsten, oft einseitigen und „unnatürlichen" Entwicklungsbedingungen ausgesetzt werden.

Fig. 424. **Polypodium vulgare.** Nach Goebel. Rechts: Blatt der „Normalform". Links: Blatt der als „trichomanoides" bezeichneten Mutation.

Eine Abbildung einer sehr auffälligen Mutationsform von Farnen, welche durch Aenderung der Ernährungsverhältnisse willkürlich hervorgerufen werden kann, gibt Goebel in seiner Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Das bei uns weit verbreitete Farnkraut, Polypodium vulgare, hat als Normalform einfach fiederteilige Blätter (Fig. 424 rechts). Es gibt aber auch zahlreiche abweichende Mutationsformen, „so z. B. die als P. cambricum und die als P. trichomanoides (Fig. 424 links) bezeichnete. Diese hat dünne, viel reicher geteilte Blätter. Pflanzt man derartige Pflanzen in einen trockenen, sterilen Boden und gibt den Töpfen einen ungeschützten Standort, so tritt nach kürzerer oder längerer Zeit die ‚normale' Blattform wieder auf; vielfach bilden sich auch Uebergangsformen."

In gleicher Weise wie auf die Pflanzen übt auch auf die Tiere das Land- und Wasserleben, die amphibische Lebensweise, die Domestikation, das Klima etc. einen umändernden Einfluß aus. Dasselbe gilt vom dauernden Aufenthalt in unterirdischen Räumen, so daß die Vertreter der Höhlenfauna aus den verschiedensten Tierstämmen gewisse gemeinsame Züge aufweisen.

Die oberflächlichen Grenzschichten des Körpers nehmen sofort bei sehr vielen Tieren ein besonderes Aussehen an, je nachdem sie mit der Luft, mit Wasser oder mit Körpersäften in Berührung sind. Die vom Wasser umspülte Oberhaut vieler Fische (Fig. 425) ist physiologisch

Digitized by Google

wie eine Schleimhaut beschaffen, mit Becherzellen wie das Epithel des Darmkanals ausgestattet und zur massenhaften Absonderung von Schleim befähigt; bei den landbewohnenden Wirbeltieren dagegen steht der Epithelüberzug der Haut zum Epithel des Darmkanals in ausgesprochenem Gegensatz. Durch den Einfluß der atmosphärischen Luft, die dem weichen Protoplasma sein Wasser rasch entziehen würde, sind die oberflächlichsten Zellen in Hornsubstanz umgewandelt und bilden zusammen eine ziemlich undurchlässige Schicht, das Stratum corneum, welches sich als schützende Decke über den eigentlichen lebenstätigen Teil der Oberhaut, das Rete Malpighii, herüberlegt. Die inneren Epithelschichten des Körpers entbehren einer solchen zum Schutz gegen die Luft berechneten Decke, weil sie durch den vom Darmrohr ausgeschiedenen Schleim und andere Sekrete feucht und schlüpfrig erhalten werden. Daher sehen wir auch an den Stellen, wo die inneren Höhlen an der Oberfläche des Körpers ausmünden, sich mit dem Wechsel der Bedingungen eine entsprechende Umwandlung der Schleimhaut in eine Oberhaut vollziehen: es bildet sich auf eine kurze Strecke ein Uebergangsepithel aus, wie am Rand der Lippen und Nasenflügel oder am After.

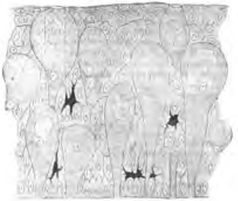


Fig. 425. **Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis der Bauchhaut eines erwachsenen Aales.** Nach Eilh. Schulze, Taf. VII, Fig. 4.

Auch hier läßt sich der experimentelle Beweis für die Richtigkeit der gegebenen Erklärung führen. Wie aus der allgemeinen Pathologie genugsam bekannt ist, verändern Schleimhäute ihren eigentümlichen Charakter und nehmen mehr die Eigenschaften und das Aussehen der Oberhaut an, wenn sie, aus ihrer normalen Lage gebracht (wie bei Vorfall der Gebärmutter, bei Blasenspalte etc.), dem Einfluß der äußeren Luft längere Zeit ausgesetzt gewesen sind. Ihre Oberfläche verliert die feuchte Beschaffenheit einer Schleimhaut, wird trocken und hart, wobei die oberflächlichsten Zellen die charakteristische Hornmetamorphose erleiden.

Festsitzende Pflanzen und Tiere stehen mit ihren beiden Körperenden unter ähnlichen gegensätzlichen Bedingungen. Auf das untere Ende wirkt die Erde mit ihren Kontaktreizen, mit ihren löslichen chemischen Stoffen und in größerer Tiefe durch den Abschluß des Lichtes; das nach oben gekehrte Ende dagegen ist, abgesehen von anderen Faktoren, vor allen Dingen dem vollen Einfluß des Lichtes ausgesetzt. Die Folge davon ist die Entwicklung sehr verschiedenartiger Organe an der Basis und an der Spitze. Den Pflanzen gleich entwickeln viele festsitzende Tiere, besonders aus dem Stamm der Cölenteraten, an ihrer

Digitized by Google

Basis ebenfalls eine Art von Wurzelwerk zum Festhalten, Stolonen oder Ausläufer, die auf dem Boden hinkriechen oder sich auch ein wenig in denselben einsenken. Durch Experimente gelingt es sogar bei niederen Pflanzen und Tieren, durch Umkehr von Basis und Spitze, sehr einfache und schlagende Beweise für die Macht der gegensätzlichen Bedingungen bei der Entstehung der Organe beizubringen.

Erwähnenswert sind hier die interessanten Ergebnisse, welche der Botaniker NOLL an Bryopsis muscosa und der amerikanische Tierphysiologe LOEB an Tubularia mesembryanthemum gewonnen haben.

Fig. 426. Fig. 427.

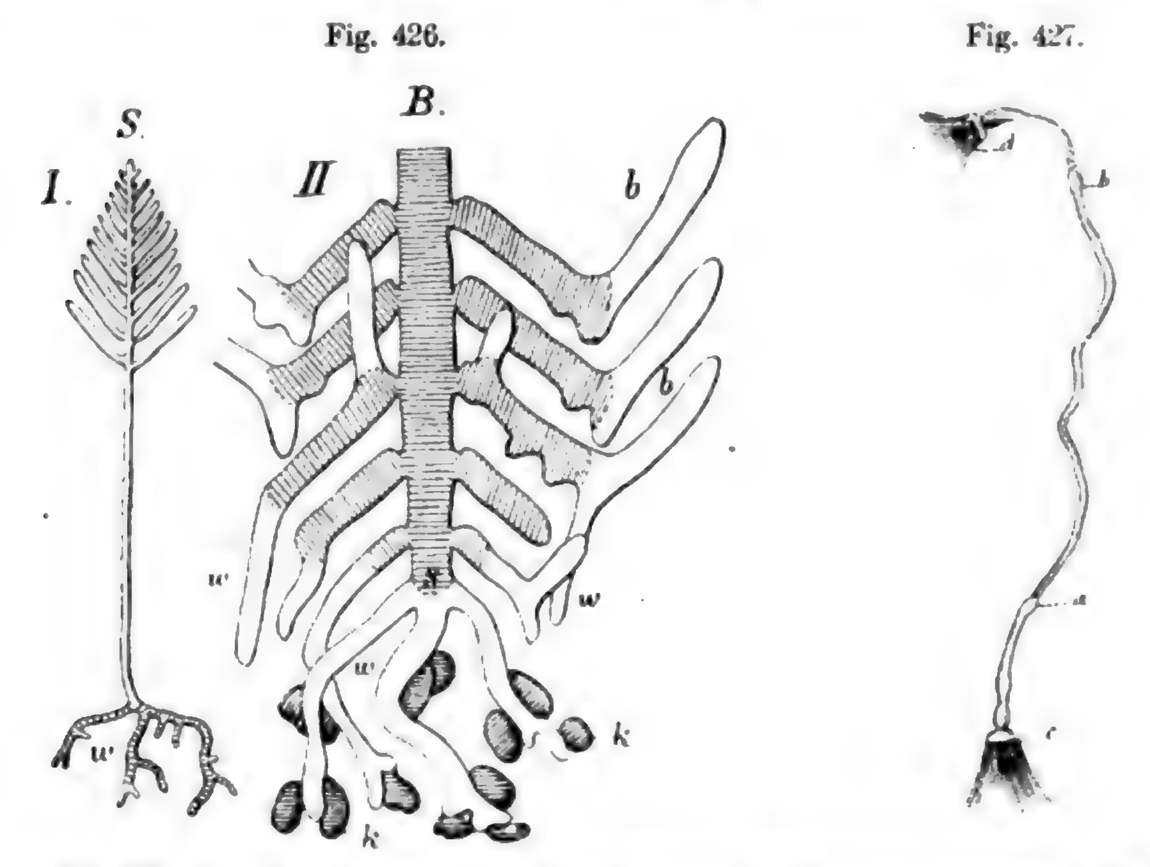


Fig. 426. I **Aufrecht gewachsenes Pflänzchen von Bryopsis muscosa.** (Halbschematisch.) II **Spitze einer umgekehrten Bryopsis muscosa, deren Spitze sich in eine Wurzel umgewandelt hat.** Der schraffierte Teil stellt die Größe der ursprünglich umgekehrten Pflanze dar, die nicht schraffierten Teile den Zuwachs in umgekehrter Lage. *w* Wurzelschläuche; *k* Sandkörnchen, mit denen die Wurzeln verwachsen sind; *b* Blattfiedern; *s* Stammspitze. Nach F. NOLL.

Fig. 427. **Heteromorphose bei Tubularia mesembryanthemum.** Biorales Tier. Das aus der Mitte eines Stammes herausgeschnittene Stück *a b* bildete an jedem Schnittende einen Polypen (*d* und *c*). Nach der Polypenbildung erfuhr der Stamm *a b* den Zuwachs *b d* und *a c*. Die neugebildeten Stücke sind durchsichtiger als das alte. Vergrößerung im Verhältnis von 1:2. Nach dem Leben gezeichnet. Nach LOEB, Fig. 1.

Bryopsis (Fig. 426 I) ist ein im Wasser lebender Cöloblast, wie die auf p. 477 beschriebene und abgebildete Caulerpa (Fig. 362); sie besteht aus einem einzigen, mit vielkernigem Protoplasma erfüllten Schlauche, der aber äußerlich wie ein vielzelliges Pflänzchen in einen vertikalen Stamm mit einem Gipfelsproß (*S*), in Blätter, die am oberen Ende in zwei Reihen regelmäßig verteilt sind, und in ein den Boden durchziehendes, verzweigtes Wurzelwerk (*w*) gegliedert ist.

Um den Einfluß der äußeren Faktoren zu prüfen, hat NOLL einfach das ganze vielkernige Pflänzchen umgekehrt und mit dem Gipfelsproß nach unten in die Erde des Aquariums eingegraben (Fig. 426 II). Die

Digitized by Google

Folge davon war, daß jetzt aus dem Gipfelsproß (*s*), an welchem sonst, wenn er nach oben gekehrt ist, seitlich junge Blattanlagen entstehen, sich verzweigende Wurzelfäden (*w*) hervorsprossen und den Sandkörnchen (*k*) des Bodens fest anhaften. Desgleichen sind auch Umwandlungen an den Blattschläuchen hervorgerufen worden; ihre, anstatt wie normal nach oben, jetzt nach unten und dem Boden zugekehrten Enden, die sich mit ihrem von vielen Kernen durchsetzten Protoplasma wie Vegetationspunkte verhalten, treiben einerseits Wurzelfäden (*w*) nach abwärts, andererseits Sprosse, die sich nach oben richtend, eine Grundlage für neue Stämmchen mit Blattfiedern abgeben.

Der kleine, auf dem Boden festgewachsene Hydroidpolyp, Tubularia mesembryanthemum, welcher sich durch ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen auszeichnet und dadurch zu Versuchen sehr geeignet ist, besteht aus einem Stamm, dessen eines Ende in der Erde mit Ausläufern wie mit Wurzelfäden befestigt ist, während das andere sich in Zweige teilt, deren jeder mit einem Polypenköpfchen endet. Wenn man dieses abschneidet, so wird von der Wundfläche in wenigen Tagen ein neues gebildet.

Loeb hat nun einen größeren Tubulariazweig, den er seines Köpfchens beraubt hatte, zugleich auch noch von dem Stamme abgetrennt. Er hat auf diese Weise ein zweigartiges Stück Tubulariasubstanz mit zwei Wundenden erhalten, von denen wir das am Stamme abgetrennte Ende als Basis, das des Kopfes beraubte Ende als Spitze bezeichnen wollen. Je nach den Bedingungen, in welche er die beiden Enden des Zweiges versetzte, konnte er jetzt im voraus bestimmen, welche Organe der Zweig an seinen beiden Enden neu erzeugen sollte. Wenn er den Zweig mit seiner Basis in den Sand eines Seewasseraquariums eine Strecke weit eingrub, so daß das andere Ende, die Spitze, vertikal nach oben gerichtet war, so sah er nach wenigen Tagen an der Spitze ein neues Polypenköpfchen, an der Basis aber Haftfäden entstehen. Wenn er dagegen einen anderen Zweig umkehrte und mit der Spitze im Sande versenkte, so rief er jetzt an dieser die Bildung von Wurzeln und an der ursprünglichen Basis die Bildung eines Hydroidpolypenköpfchens hervor.

Derartige Ergebnisse lehren auf das unzweideutigste, daß es lediglich von der Beziehung zur Erde oder zum Licht abhängt, welche Organe an dem Ende eines Tubulariazweiges entstehen sollen. Die verschiedene Art der Reize ist es hier ganz offenbar, welche das an den Wundflächen gelegene Zellmaterial zu dieser oder jener Art von Organbildung veranlaßt: und weil der Reizerfolg der Reizwirkung entspricht, erscheint uns zugleich der ganze Vorgang als ein zweckmäßiger.

Man kann schließlich das Experiment noch in einer dritten Weise variieren, derart, daß man daß Bruchstück frei und horizontal im Wasser aufhängt (Fig. 427); dann bilden sich, da beide Enden unter dem Einfluß des Lichtes stehen, an beiden auch Polypen aus.

In hohem Grade erweist sich die Geschlechtstätigkeit vieler niederer und höherer Tiere vom Milieu abhängig. Bei der Mehrzahl von ihnen ist die Fortpflanzung an ganz bestimmte Jahreszeiten gebunden, oft erfolgt die Eireife nur ein- oder zweimal im Jahre in ganz bestimmten Monaten und dementsprechend erfahren die Samenzellen zu derselben Zeit ihre volle Ausbildung. Nur ausnahmsweise reifen diese früher als die weiblichen Geschlechtsprodukte, wie bei der Fledermaus, wo die reifen Samenfäden bereits im Spätherbst bei der Begattung in den Uterus gelangen, die Eireife dagegen erst nach beendetem Winterschlaf

Digitized by Google

im Frühjahr erfolgt. An diese schließt sich dann die Befruchtung und Entwicklung der Eier unmittelbar an.

In der Oo- und Spermiogenese lassen sich daher entsprechend den wechselnden Jahreszeiten häufig ganz periodische Vorgänge unterscheiden, die oft schon in der verschiedenen Größe der Keimorgane ihren sichtbaren Ausdruck finden. Ueber den zyklischen Charakter der Hodentätigkeit bei Rana fusca hat NUSSBAUM genaue Untersuchungen angestellt. Das Hodenvolumen ist bei dieser Art am geringsten im Mai, am größten im August; im Juni bis August ist die Spermiogenese in vollem Gange, im Oktober sind die Samenfäden für das kommende Frühjahr bereits fertig ausgebildet.

Bei Vögeln ist der Brunsthoden im Vergleich zum Winterhoden ganz gewaltig vergrößert; nach den Untersuchungen von STIEVE an der Dohle beträgt diese Vergrößerung etwa das 1000-fache des Ruhevolumens. Die histologische Untersuchung ergab, daß die Volumzunahme durch Vermehrung des Keimepithels der Samenkanälchen herbeigeführt wird, während die Zwischenzellen an Zahl fast unverändert bleiben. Dagegen berichtet SCHÖNEBERG auch über ein periodisches Schwanken in der Menge der Zwischenzellen. Bei Säugetieren mit periodischer Brunst, wie beim Murmeltier und Maulwurf, sind von HANSEMANN, TANDLER und GROSS gleichfalls erhebliche morphologische Unterschiede des Hodens festgestellt worden, je nach der Jahreszeit, in der das Organ zur Untersuchung gelangte. Die genannten Autoren sprechen daher auch von einem Saisondimorphismus des Hodens. In der Ruheperiode der Spermiogenese soll die Zwischensubstanz stark vermehrt sein, dagegen nimmt sie an Masse ab, je mehr die Spermiogenese in Gang kommt und dadurch die Samenkanälchen an Kaliber zunehmen.

Kann es nach diesen Beobachtungen schon keinem Zweifel unterliegen, daß die periodischen Veränderungen an den Keimorganen in engem Zusammenhang mit den gleichfalls periodisch wechselnden Außenbedingungen stehen, so läßt sich auch direkt der Beweis führen, daß die Keimorgane gegen einen Wechsel der äußeren Bedingungen, des Milieus, in hohem Grade empfindlich sind.

Viele wilde Pflanzen tragen, wenn sie unter veränderten, ungewohnten Bedingungen in Gärten und Treibhäusern gezüchtet werden, keinen Samen. Infolge zu reicher Ernährung schießen sie ins Kraut und blühen nicht mehr, oder ihre Blüten zeigen unter dem Einfluß der Domestikation Monstrositäten, wie die zahlreichen Blumenvarietäten mit ihren gefüllten, aber sterilen Blüten. Häufig fällt auch der Zustand der Blüten auf, den GÄRTNER als Kontabeszenz beschrieben hat, und bei welchen die Antheren geschrumpft und braun werden und keinen guten Pollen mehr enthalten.

Ebenso ist es bei Tieren eine häufig zu beobachtende Erscheinung, daß sie in der Gefangenschaft, bei ganz anderen als den gewohnten Lebensbedingungen, unfruchtbar werden. Erst neuerdings ist man den Ursachen dieser Sterilität näher nachgegangen und hat festgestellt, daß häufig die Keimdrüsen als Folge der veränderten äußeren Lebensbedingungen tiefgehende morphologische Veränderungen erleiden. So konnte JÖRGENS zeigen, daß in den Ovarien von Proteus anguineus, die längere Zeit gefangen gehalten waren, zahlreiche degenerierende Eifollikel vorhanden waren, die sich bei frisch gefangenen Tieren nicht fanden. STIEVE hat Haushühner in enge Käfige gesperrt. Durch

Digitized by Google

das Leben in Gefangenschaft wurde sofort die vorher regelmäßig erfolgende Eiablage unterbrochen und an den Ovarien ließen sich schon vom vierten Tage ab erhebliche Veränderungen nachweisen, die um so ausgedehnter wurden, je länger das Tier in Gefangenschaft gehalten wurde. „Es fand eine Rückbildung der gestielten Eifollikel statt, und zwar wurden zuerst die größten Follikel atretisch und dann allmählich auch die kleineren. Bei genügend langer Dauer der Gefangenschaft verfiel das ganze Ovar der fettigen Degeneration. Dabei fand unter dem Einfluß der guten Ernährung eine allgemeine Gewichtszunahme, bedingt durch reichlichen Fettansatz, statt."

Aber nicht nur die keimbereitenden Organe, sondern auch die ganze Fortpflanzungstätigkeit ist mitunter in hohem Maße von den äußeren Lebensbedingungen abhängig. Der Feuersalamander ist im Gebirge vivipar; er gebärt im Frühjahr im Wasser eine größere Anzahl von Larven mit kurzen Kiemen. Im Flachland dagegen ist er ovovivipar, d. h. er legt zahlreiche kleine Embryonen in den Eihüllen ins Wasser ab. Durch erhöhte Temperaturen und wassergesättigte Umgebung ist es Kammerer gelungen, die Salamanderweibchen zu verfrühter Eiablage zu bringen; durch starke Trockenheit dagegen erreichte er es, daß das Feuersalamanderweibchen Vollmolche, und zwar in einer bis auf 2 reduzierten Anzahl, auf dem Land abwarf, also eine Fortpflanzungsweise darbot, die bei dem nahe verwandten schwarzen Salamander in den Alpen die Regel ist.

Schließlich ist in diesem Abschnitt, der über die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung handelt, auch noch der Winterschlaf anzuführen, eine Erscheinung, die in besonders typischer Weise bei einigen Säugetieren beobachtet wird. In Uebereinstimmung und Anpassung an die ungünstigen äußeren Lebensbedingungen des Winters, an die Kälte und den Nahrungsmangel, verfallen im Spätherbst die Murmeltiere, Hamster, Bären und Fledermäuse in einen tiefen Schlaf, bei dem es besonders charakteristich ist, daß die sonst hohe Körpertemperatur, wie sie den genannten Tieren als Warmblütern eigentümlich ist, stark absinkt. Die Folge davon ist ein äußerst geringer Stoffwechsel, der es den Tieren ermöglicht, ohne Nahrungsaufnahme und ohne nennenswerten Gewichtsverlust den Winter bis zum Eintritt günstigerer Lebensbedingungen zu verbringen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese äußerst zweckmäßige Anpassung an die äußeren Lebensbedingungen ursprünglich als eine direkte Folge derselben entstanden ist, wenngleich uns der Weg, wie diese Beeinflussung erfolgt ist, bis vor kurzem völlig unbekannt war. Neuerdings sind nun von L. Adler bei der Fledermaus interessante Veränderungen an der Schilddrüse festgestellt worden. Untersuchte er dieselbe bei Tieren, die sich im tiefen Winterschlaf befanden, so konnte er deutlich eine Verkleinerung dieses für den Stoffwechsel so wichtigen Organs nachweisen; namentlich war auch ein Schwund des Kolloids in den Follikeln ganz charakteristisch. Als er den schlafenden Tieren Schilddrüsensubstanz einspritzte, stieg die niedrige Körpertemperatur sofort erheblich und die Tiere erwachten aus ihrem Schlaf. Adler zieht aus diesen Beobachtungen den Schluß, daß eine durch die morphologischen Veränderungen bedingte, verminderte innere Sekretion der Schilddrüse die charakteristischen Erscheinungen des Winterschlafes auslöst. Da wir nun ebenfalls durch die bereits auf p. 587 erwähnten Untersuchungen Adlers wissen, daß äußere Faktoren, wie namentlich

die Temperatur. Veränderungen an den Drüsen mit innerer Sekretion hervorrufen können, so ist der von ihm gezogene Schluß einleuchtend. daß auch beim Winterschlaf das Milieu auf dem Wege über die Drüsen mit innerer Sekretion seine Wirksamkeit entfaltet hat, bis dann durch Kombination von Vererbung und andauernder Fortdauer des periodisch wirksamen Reizes der jetzige Zustand allmählich erreicht worden ist.

9. Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen aufeinander bestehen.

Zum Schluß unserer Betrachtung der äußeren Fakoren ist noch auf eine mannigfaltige Gruppe von Reizursachen einzugehen, welche organischer Natur sind und darin bestehen, daß die Lebensprozesse zweier Organismen unmittelbar in innige physiologische Beziehungen zueinander treten und Wachstum und Form bestimmen. Ich meine die Verhältnisse, die durch Pfropfung hervorgerufen werden, ferner die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus und die durch Organismen bedingten Gallen und Geschwülste.

a) Pfropfung, Transplantation.

Am lehrreichsten und überzeugendsten sind die Fälle, in denen der Experimentator willkürlich die Art des Wachstums und der Gestaltung eines Organismus abändern kann durch geeignete Verbindung mit einem zweiten. Es geschieht dies durch Pfropfung und Transplantation. Beispiele in großer Zahl liefert uns die Gärtnerkunst.

Wenn man zwei verschiedene Pflanzenindividuen durch Pfropfung zu einer neuen Individualität verbindet, so wird das Pfropfreis in seiner Entwicklung oft in eigentümlicher Weise von der Natur des Grundstocks abhängig gemacht. Um z. B. das Wachstum eines Baumes zu beschränken und ihn zu einem Zwergwuchs zu zwingen, braucht man nur das Pfropfreis auf eine Unterlage einer verwandten, aber einen Strauch bildenden Art zu transplantieren. Ein Birnreis, welches der Gärtner auf die durch strauchartigen Wuchs ausgezeichnete Quitte als Unterlage aufpfropft, wird infolgedessen in seinem vegetativen Wachstum sehr stark gehemmt: es bilden sich nur kurze und schwächliche Laubsprosse. Alle die kleinen Zwergsorten von Birnen, die zu Spalieren und kleinen Pyramiden benutzt werden oder als „Kordon" und Topfbäumchen in den Handel kommen, würden nicht vorhanden sein, wenn der Gärtner nicht eine Unterlage wie die Quitte besäße (Vöchting). Durch die Beschränkung des vegetativen Wachstums wird gleichzeitig noch eine gesteigerte und frühzeitig eintretende Fruchtbarkeit erzielt. Aehnliches lehren andere kultivierte Obstsorten (Aepfel, Aprikosen etc.).

Wie man durch Pfropfung das Wachstum des Reises beschränken, kann man es durch andere Kombinationen im Gegenteil auch üppiger als unter normalen Verhältnissen gestalten. Wie Baur (I 1911) festgestellt hat, zeigt ein Pfropfreis von Cytisus hirsutus auf Laburnum vulgare ein viel kräftigeres Wachstum als auf eigenen Wurzeln: „Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von Cytisus hirsutus das eine wiederum auf einen Cytisus hirsutus, das andere auf Laburnum vulgare, dann wird das Auge auf Cytisus hirsutus in 2 Jahren höchstens zu einem $^1/_4$ cm dicken, etwa $^1/_4$ m langen Zweig auswachsen, das auf Laburnum okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem $1-1^1/_2$ cm dicken, ungefähr meterlangen, reichverzweigten Ast."

Digitized by Google

Durch die Verbindung mit einem etwas anders gearteten Organismus kann ferner auch die Widerstandsfähigkeit des Reises gegen äußere Einflüsse oder sogar seine Lebensdauer verändert werden. Auch hierfür zwei Beispiele.

Der Pistazienbaum (Pistazia vera), der, in Frankreich kultiviert, bei einer Temperatur von mehr als — 7,5° erfriert, erträgt eine Kälte von — 12,5°, wenn er auf P. terebinthus gepfropft wird. Ferner erreicht er, „als Sämling gezogen, ein Alter von höchstens 150 Jahren; auf P. terebinthus gepfropft, steigt seine Lebensdauer auf 200 Jahre, während er, mit P. lentiscus als Grundstock verbunden, ungefähr 40 Jahre alt wird" (VÖCHTING).

Noch beweisender sind die von VÖCHTING an der Runkelrübe angestellten Experimente, weil sie schon im Laufe eines Jahres das Ergebnis liefern. Das Reis einer Runkelrübe, dessen Knospen noch undifferenziert sind, „gestaltet sich zu einem vegetativen Sproßsystem, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verbindet: es bildet dagegen einen Blütenstand, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wird". In der jungen Rübe fehlen offenbar noch gewisse, in der alten Rübe als Reservematerial abgelagerte Stoffe, welche zur Erzeugung eines Blütenstandes notwendig sind und das Reis zu einem entsprechenden Wachstum bestimmen.

Die Summe der zahlreichen Erfahrungen, welche in der Obstbaumzucht über die gegenseitigen Beeinflussungen von Impfling und Grundstock für verschiedene Apfelsorten gewonnen worden sind, hat LINDEMUTH (XXI 1878) in einige wenige inhaltsreiche Sätze zusammengefaßt: „Auf den sehr zwergartigen Johannesapfel (Paradies-) geimpft, bleiben die von Natur baumartigen Sorten sehr niedrig und fruktifizieren häufig schon in dem auf die Impfung folgenden Jahr; auf dem Splittapfel erreichen sie schon beträchtlichere Dimensionen und müssen zu mittelhohen Formen erzogen werden; die Fruchtbarkeitt tritt nach wenigen Jahren ein. Auf Sämlingen der edlen Sorten oder auf anderen baumartigen Species entwickeln sich die Impfreiser der aufgepfropften, edlen, von Natur baumartigen Sorten zu kräftigen Bäumen; die Fruchtbarkeit tritt erst nach einer längeren Reihe von Jahren ein. — Die auf Johannesäpfel gepfropften Sorten bringen ihr Leben selten über 15 bis 20 Jahre, die auf Splittäpfel etwas höher, während die auf Sämlinge der baumartigen, edlen Sorten gepfropften Reiser 150—200 Jahre alt werden können. — Diese Tatsachen benutzt der Obstzüchter nach Willkür für seine Zwecke."

Durch die Pfropfung können auch Krankheiten vom Grundstock auf das Pfropfreis und ebenso in umgekehrter Richtung übertragen werden, wie die infektiöse Chlorose, welche zur Panachüre führt. Bekanntlich treten bei manchen Pflanzen Abarten auf, bei denen die Blätter durch weiße Flecke ausgezeichnet sind, in deren Bereich das Chlorophyll in den Zellen fehlt. Im Zusammenhang hiermit ist die Blattspreite gewöhnlich verkleinert und auch die Achse der Zweige mehr oder minder verkürzt. Die Panachüre oder Albicatio, wie man diese Veränderung in der Blattfärbung nennt, wird durch äußere Einflüsse gefördert, durch warme und feuchte Atmosphäre, reiche Düngung und andere Momente, welche die Vegetationstätigkeit anregen.

Nach den durch LINDEMUTH ausgeführten sorgfältigen Versuchen gelingt die Uebertragung der Panachüre durch Pfropfung mit Sicherheit und Leichtigkeit bei Abutilon Thompsonii. Wenn man einen pana-

Digitized by Google

chürten Impfling auf eine grüne Unterlage aufpfropft, so werden an dieser die Knospen, welche sich unterhalb und in einiger Entfernung von der Impfstelle später entwickeln, in ihrer Natur verändert, indem sie auch panachürte Blätter erhalten. Eine Vorbedingung für das Gelingen des Experimentes besteht nur darin, daß der Impfling entweder bei seiner Vereinigung bunte Blätter besitzen oder nach derselben aus Knospen bunte Blätter hervorgebracht haben muß. Die Uebertragung der Panachüre geschieht ebensogut auch in umgekehrter Richtung von einer panachürten Unterlage auf einen grünen Impfling. Sie ist abhängig von der Säftebewegung. Man kann daher von einem bereits buntblättrig gewordenen Zweig die Panachüre durch zwechmäßiges Beschneiden der Pflanze mit dem Nahrungssaft auch anderen Zweigen und schließlich der ganzen Pflanze mitteilen. Dagegen läßt sich eine panachürblätterige Unterlage von Abutilon nicht beeinflussen durch einen grünblätterigen Impfling, in der Weise, daß sie nur Knospen mit rein grünen Blättern hervorbrächte. Das Auftreten von infektiöser Chlorose hat Baur (XXI 1906 und 1907) in ähnlicher Weise bei Malvaceen, bei Ligustrum, Fraxinus und Sorbus beobachtet.

Sowohl bei der infektiösen Chlorose wie in den zuerst aufgeführten Beispielen, in denen durch Pfropfung Reis und Unterlage sich in ihrem Wachstum etc. beeinflussen, handelt es sich um nichts anderes als um Ernährungsmodifikationen. Dagegen ist eine Uebertragung idioplasmatischer Eigenschaften von einem Komponenten auf den andern oder eine vegetative Bastardierung, von der Lindemuth in seiner Mitteilung (XXI 1878) spricht, auf diesem Wege vollständig ausgeschlossen. Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, sei dies ausdrücklich noch zum Schluß des Abschnittes bemerkt.

b) Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus.

Bei Tieren, deren Embryonalentwicklung sich eine Zeitlang im Innern des weiblichen Fortpflanzungsapparats vollzieht, sehen wir mehr oder minder intensive Wechselwirkungen zwischen mütterlichen und kindlichen Organen eintreten. Sie sind um so erheblicher, je länger die Tragzeit dauert und je mehr dadurch das in der Gebärmutter sich entwickelnde Ei Gelegenheit erhält, mit der Uterusschleimhaut in engere Beziehungen zu treten. Nicht nur wird während einer Schwangerschaft der Stoffumsatz im weiblichen Körper ganz enorm gesteigert, sondern es werden auch teils in den direkt vom Reiz betroffenen Organen, teils auch an weitab gelegenen Stellen eigentümliche Bildungsprozesse wachgerufen. Was den zweiten Punkt betrifft, so ist an die abnormen Pigmentablagerungen in der Haut zu erinnern, welche mit unter den Schwangerschaftsmerkmalen aufgeführt werden: an die Pigmentierung der Linea alba und der Umgebung des Warzenhofes, an die Chloasmata uterina, an die Entwicklung der Brüste, an das Corpus luteum verum etc. Unter dem Reiz, der vom Ei auf seine Umgebung direkt ausgeübt wird, verändert sich die Gebärmutterschleimhaut in ihrer Struktur und wird zur Decidua; die Muskulatur vermehrt sich beträchtlich, die Arteriae uterinae vergrößern sich. Eigentümliche, zur Placenta materna führende Veränderungen entstehen an der Stelle, wo das Chorion in Zotten auswächst, die sich in die Decidua einsenken.

Wir haben es in allen diesen Vorgängen mit direkt durch organische Reize bewirkten Anpassungserscheinungen zu tun. Denn durchaus ana-

Digitized by Google

loge Veränderungen stellen sich ein, wenn das Ei anstatt an normaler Stelle in der Gebärmutterhöhle schon in dem Eileiter sich festsetzt oder wenn es, durch irgendeinen Umstand in der Bauchhöhle zurückgehalten, zu einer Abdominalschwangerschaft Veranlassung gibt.

Wie das Ei auf den mütterlichen Organismus, so wirkt andererseits auch wieder die Gebärmutterschleimhaut auf das sich entwickelnde Ei als organischer Reiz ein und veranlaßt es zu zweckentsprechenden Bildungen. Während die äußerste Eihaut bei Reptilien und Vögeln ihre glatte Oberfläche nie verliert und als Serosa bezeichnet wird, paßt sie sich bei den Säugetieren der ihr dicht anliegenden Decidua an, vergrößert durch Zottenbildung ihre Oberfläche und wird zum Chorion.

Auch bei vielen Pflanzen kommen analoge Wechselwirkungen zwischen Mutterpflanze und dem Ei vor, wenn es seine ersten Entwicklungsstadien, wie bei den Phanerogamen, im Fruchtknoten durchläuft. Es findet dann zwischen dem sich entwickelnden Embryo und den umgebenden mütterlichen Geweben eine lebhafte Wachstumskorrelation statt, ähnlich wie bei der Placentabildung trächtiger Säugetiere. Während Blüten, bei welchen die Befruchtung unterblieben ist, nicht weiter wachsen, welk werden und abfallen, ruft der durch die Befruchtung im Ei angeregte Entwicklungsprozeß zugleich auch ein oft ganz energisches Wachstum des Fruchtknotens, eine eigentümliche Umbildung seiner Zellen, mit einem Wort die Entstehung der verschiedensten Formen von Früchten hervor.

Ja zuweilen dehnen sich die durch Befruchtung hervorgerufenen Veränderungen noch über den Fruchtknoten hinaus auf die angrenzenden Pflanzenorgane aus und ziehen sie ebenfalls in die Fruchtbildung mit hinein. So kommen eigentümliche Gebilde zustande, welche, wie die Feige, Erdbeere, Maulbeere, in der Botanik als Scheinfrüchte bezeichnet werden.

c) Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten.

In das Kapitel der organischen Einwirkungen gehören endlich auch die charakteristischen Organisationen, die durch Symbiose zweier Organismenarten oder durch parasitäre Vereinigung oder durch anderweite Einwirkungen des Organismus auf einen anderen zustande kommen.

Für die Entstehung besonderer Lebewesen mit ganz spezifischen Artcharakteren durch Symbiose werden die schönsten Beispiele durch die Flechten geliefert, deren Eigentümlichkeiten schon im fünfzehnten Kapitel (p. 501) eingehender besprochen wurden.

Es genügt daher, auf das dort bereits Gesagte zu verweisen. Dagegen sei hier noch etwas näher auf die Bildungen eingegangen, die sich am Körper von Pflanzen und Tieren als etwas ihm Fremdartiges unter dem Einfluß anderer Organismen entwickeln können, wie die Gallen vieler Pflanzenarten oder die krankhaften Geschwülste vieler Tiere.

Manche Insekten, wie die Gallwespen, stechen junge Pflanzenblätter an und legen ihre kleinen Eier in das Gewebe ab. Unter den abnormen Reizen, die teils durch den beim Einstechen abgesonderten Saft, teils durch die Entwicklung der Eier zu Larven ausgeübt werden, treten lebhafte Zellenwucherungen in dem betreffenden Pflanzenteil ein; es entstehen die allbekannten Gallen, Organe, die eine ganz charakteristische, komplizierte Struktur, besondere Zellenformen, Gefäße etc. und ebenso

Digitized by Google

eine ganz bestimmte äußere Form erhalten. „Es ist, als ob die Galle“, wie SACHS sich ausdrückt, „ein Organismus sui generis wäre.“ Und diese Organe fallen wieder sehr verschiedenartig aus, je nach dem spezifischen Reiz, der sie hervorgerufen hat, und je nach der spezifischen Substanz, welche auf den spezifischen Reiz durch Gallenbildung reagiert hat. Daher entstehen auf derselben Pflanze durch verschiedene Insekten ganz verschiedene Gallen, und nicht minder lassen sich die Gallen verschiedener Pflanzen voneinander systematisch auf das strengste unterscheiden.

Außer den Gallen können als pathologische Organisationen im Pflanzenreich noch mancherlei Gebilde aufgeführt werden: so die durch Chermes viridis an den Rottannen erzeugten, tannenzapfenähnlichen Wucherungen, ferner die monströsen Blütenentwicklungen, sogenannte Vergrünungen von Arabisarten, die man auch künstlich dadurch hervorrufen kann, daß man Blattläuse bestimmter Species auf die noch jungen Infloreszenzen setzt etc. (SACHS I 1882, p. 652).

Den Gallen vergleichbar sind bei Tieren die krankhaften Geschwülste, welche durch fremde Mikroorganismen bei ihrer Ansiedelung im tierischen Gewebe erzeugt werden. Auch diese Geschwülste erhalten je nach der Art des angesiedelten Mikroorganismus und des befallenen Tieres ihr besonderes Gepräge, durch welches sie als eigenartige, spezifische Geschwulstindividuen zu unterscheiden sind.

Tuberkelbacillen erzeugen im Gewebe des Menschen den Miliartuberkel, der einen charakteristischen Bau und eine ihm eigentümliche Entwicklungsgeschichte besitzt. Sarkosporidien rufen in der Speiseröhre des Rindes Geschwülste mit einem fächerförmigen Bau hervor. Myxosporidien sind die Ursache von Muskelgeschwülsten, die im Fleisch mancher Fische auftreten.

Ob Sarkome und Carcinome des Menschen ebenfalls derartige Organisationen sind, die durch uns unbekannte parasitische Lebewesen hervorgerufen werden, ist noch nicht bewiesen, aber nicht unmöglich.

Digitized by Google

ZWEIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Theorie der Biogenesis.

II. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.

Wie der Organismus in einer Beziehung von unzähligen äußeren Faktoren abhängig ist, welche erhaltend oder vernichtend, beschleunigend oder hemmend, fördernd oder schädigend in den Lebensprozeß eingreifen, die Zellen, die Gewebe und Organe modifizierend und umgestaltend, so hängt in anderer Beziehung sein Bestand im ganzen, ferner die Funktion und Gestaltung jedes einzelnen Teiles von nicht minder zahlreichen inneren Faktoren ab.

Wie schon im neunzehnten Kapitel auseinandergesetzt wurde, zerfallen die inneren Faktoren der Entwicklung in zwei Gruppen. Die eine Gruppe sind die Eigenschaften und Anlagen der Geschlechtszellen und ihrer Abkömmlinge selbst (die inneren Faktoren im engsten Sinne), in der zweiten Gruppe dagegen fassen wir die zahllosen und verschiedenartigsten Wechselwirkungen zusammen, welche die Zellen, Gewebe und Organe eines Organismus gemäß ihrer Beziehungen aufeinander ausüben.

Mit der zweiten Gruppe, den inneren Faktoren im weiteren Sinne, wollen wir uns jetzt zunächst beschäftigen. Sie sind besonders für das Verständnis der tierischen Formbildung von der allergrößten Bedeutung. Denn bei den Tieren ist die physiologische Arbeitsteilung und die als Ergänzung zu ihr sich ausbildende Integration (siehe p. 522 und 527) in ungleich größerem Maße durchgeführt als bei den Pflanzen. Während bei diesen die Wirksamkeit der äußeren Faktoren klarer hervortritt, sind die Tiere für das Studium der inneren Faktoren die geeignetsten Objekte.

Die Wechselwirkungen (Korrelationen) zwischen den Zellen eines Organismus und ihren Derivaten bilden sich mit dem Beginn des Entwicklungsprozesses aus, ändern sich von Stufe zu Stufe und komplizieren sich in demselben Maße, als die Entwicklung fortschreitet. Ihre Besprechung geschieht daher am besten in zwei Abschnitten. Der erste wird von den Korrelationen des sich entwickelnden, der zweite Abschnitt von den Korrelationen des ausgebildeten Organismus handeln.

A. Die Korrelationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprozesses.

Wir betreten hiermit ein Gebiet, das während der letzten Jahrzehnte ein Gegenstand heftiger Streitfragen gewesen ist und auf dem sich vorübergehend zwei entgegengesetzte Theorien ausgebildet und gegenseitig

Digitized by Google

befehdet haben. Auf der einen Seite stehen, um nur die wichtigsten Namen zu nennen, W. His, Roux, Weismann, Conklin, K. Rabl. Sie sehen den Grund für die im Laufe der Entwicklung allmählich auftretende Arbeitsteilung zwischen den Zellen und für ihre damit zusammenhängende, verschiedenartige Differenzierung schon in der Organisation der ungeteilten Eizelle gegeben, weichen aber auf dieser gemeinsamen Grundlage doch wieder sehr erheblich in ihren Meinungen voneinander ab und sind in zwei Gruppen gespalten.

Der einen Gruppe gehören der amerikanische Forscher Conklin und K. Rabl an. Sie machen für die ungleiche Differenzierung der Embryonalzellen während der Entwicklung den Dotter des Eies wegen seines Gehaltes an zahlreichen verschiedenen „organbildenden Substanzen" verantwortlich. Sie lassen diese durch den Furchungsprozeß sich in gesetzmäßiger Weise auf bestimmte Zellen verteilen und ihren Charakter infolgedessen determinieren. Ich werde später im XXV. Kapitel auf die Lehre von den organbildenden Substanzen noch näher eingehen und die Gründe aufführen, welche gegen ihre Verallgemeinerung sprechen.

Wichtiger ist für unsere folgende Darstellung der von der zweiten Gruppe vertretene Standpunkt, der von Weismann zu einem geschlossenen Lehrsystem in seiner Keimplasmatheorie ausgearbeitet worden ist. Weismann betrachtet zwar auch den Zellenkern als den Träger der erblichen Anlagen, kommt aber trotz dieser Uebereinstimmung mit den von uns vertretenen Ansichten (vgl. Kap. XIII) zu einem diametral entgegengesetzten Standpunkt. Nach unserer Theorie der Biogenesis, deren Leitsätze bereits aufgestellt, aber im folgenden an Beispielen und Experimenten noch weiter begründet werden sollen, sind alle Zellen eines Organismus durch den Besitz des gleichen Idioplasma Träger der Arteigenschaften und werden nur dadurch in Gewebs- und Organzellen differenziert, daß sie während des Entwicklungsprozesses unter verschiedene Bedingungen geraten und nach dem Gesetz der Arbeitsteilung besondere Funktionen besser als die übrigen ausbilden und dadurch auch in ihrer Struktur differenziert werden. Dagegen läßt Weismann das Idioplasma, welches das volle Erbe einer Art repräsentiert, nur im befruchteten ungeteilten Ei enthalten sein und als solches nur den späteren Keimzellen überliefert werden; bei der Entstehung der somatischen Zellen aber läßt er es in seine einzelnen Anlagen allmählich mechanisch zerlegt werden, so daß einzelne Embryonalzellen nur Bruchstücke von ihm, einzelne Determinanten, wie er sich ausdrückt, erhalten und dadurch in ihrem späteren Charakter bestimmt werden. Der Entwicklungsprozeß beruht dann seinem Wesen nach auf einer fortschreitenden Zerlegung des von den Eltern ererbten Idioplasma in seine einzelnen Determinanten oder Gene, und zwar geschieht die Zerlegung nach einem rätselhaften Mechanismus, der schon im Ei durch die kunstvolle Architektur des Idioplasma vorausbestimmt und geregelt ist.

Das Mittel, dessen sich die Natur zur Zerlegung des Keimplasma bedient, erblickt Weismann in der Zell- und Kernteilung. Er unterscheidet nämlich nach einer nicht näher begründeten Annahme, welche aber doch schließlich ein sehr wichtiger Grundstein seines Systems ist, zwei Arten von Kernteilung, die nach ihrer Wirkung grundverschieden ausfallen, nämlich eine erbgleiche oder integrelle, und eine erbungleiche oder differentielle. Die erbgleiche Teilung beruht auf einer Verdoppelung der Determinanten durch Wachstum und auf ihrer

Digitized by Google

ganz gleichmäßigen Verteilung auf die Tochterchromosomen (WEISMANNS Idhälften); sie tritt bei Embryonalzellen und später bei Gewebszellen ein, welche Tochterzellen der gleichen Art hervorbringen. Die erbungleiche Teilung dagegen wird durch ungleiche Gruppierung der Determinanten während ihres Wachstums eingeleitet. Infolgedessen spalten sich die Chromosomen derartig, daß hierbei die in ihnen eingeschlossenen Determinanten in ganz verschiedenen Kombinationen auf die Tochterchromosomen übertragen werden. Diese Art der Halbierung in qualitativ ungleiche Hälften ist nach der Ansicht WEISMANNS das Mittel zur differentiellen Zerlegung des Keimplasma und spielt bei der Entwicklung des Eies in den fertigen Organismus die Hauptrolle. Nur durch ihre richtige Funktionierung ist es möglich, daß die im Keimplasma eingeschlossenen zahllosen Determinanten oder Bestimmungsstücke so auseinander gelegt werden, daß sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, die Differenzierungen in die funktionell verschiedenen Teile (Determinanten) des fertigen Körpers bewirken.

Der Hypothese WEISMANNS bin ich in verschiedenen Schriften entgegengetreten, besonders seiner Lehre von der Zerlegung des Keimplasmas durch erbungleiche Kernteilung. Uns ist nur ein einziger Vorgang im Zellenleben bekannt, der sich scheinbar zu ihren Gunsten verwerten ließe und der zur Aufstellung der MENDELschen Spaltungsregel geführt hat. Er kommt also nur bei der Bastardzeugung vor und beruht darauf, daß bei der geschlechtlichen Verbindung einer männlichen und einer weiblichen artverschiedenen Keimzelle ihre antagonistischen Merkmale ein heterozygotisches Anlagenpaar bilden, welches sich während des ganzen Entwicklungsprozesses des Bastards als solches durch alle Zellengenerationen hindurch erhält, also durch erbgleiche Teilung aller Zellen als Gemeingut überliefert wird. Erst bei der Ovo- und Spermiogenese für den nächsten Zeugungskreis tritt jener eigentümliche, schon früher ausführlich erörterte Prozeß ein, der sich sonst nirgendwo wiederfindet, die sogenannte Reduktion, durch welche die Kernsubstanz zur Verhütung einer Summierung bei der Befruchtung auf die Hälfte der Masse, wie sie einer normalen Zelle zukommt, herabgesetzt wird. Erst von dieser Zeit ab werden die antagonistischen Anlagepaare wieder voneinander getrennt und nach der MENDELschen Spaltungsregel auf die einzelnen Keimzellen verteilt, so daß sie untereinander entsprechende Unterschiede darbieten Es handelt sich also um einen Spezialfall, der mit den Eigentümlichkeiten der Bastardzeugung zusammenhängt und durch sie in Verbindung mit den Gesetzen der Reifung und Befruchtung des Eies seine Erklärung findet.

Wenn wir von der Reduktionsteilung absehen, so läßt sich meiner Ansicht nach kein Grund zugunsten der Hypothese einer erbungleichen oder differentiellen Kernteilung anführen.

Denn wenn wir uns hier die einfache Frage vorlegen, wozu überhaupt im Leben der Zelle ihre Teilung dient, bei welcher die Kernsegmentierung die führende Rolle spielt, so kann doch die Antwort nur lauten: zu ihrer Vermehrung, zu ihrer Fortpflanzung, mit einem Wort: zur Erhaltung eines Organismus als Art. Der als einzelnes Individuum vergängliche Organismus wird in seinen Eigenschaften auf dem Wege der Erzeugung vervielfältigt und als Art erhalten.

Von Pflanzen und Tieren wissen wir auf Grund unzähliger Erfahrungen, daß jedes Individuum einer Art nur das Vermögen besitzt, wieder neue Individuen derselben Art hervorzubringen. Die Theorie

Digitized by Google

der heterogenen Zeugung, so oft sie aufgestellt wurde, ist als ein grober Irrtum bald beseitigt worden. So gilt denn als ein allgemeiner Grundsatz in der Biologie der Ausspruch „Gleiches erzeugt nur Gleiches“ oder besser „Art erzeugt stets seine Art“, also auf die Zelle angewandt: Eine Zelle teilt sich nur wieder in artgleiche Zellen. Besonders ist es für alle einzelligen Lebewesen von vornherein klar, daß bei ihnen nur erbgleiche Teilung vorkommt und vorkommen kann, da die Konstanz der Art auf ihr beruht. Wenn es möglich wäre, daß bei irgendeinem einzelligen Organismus die Erbmasse (Idioplasma) durch Teilung in zwei ungleiche Komponenten zerlegt und auf die Tochterzellen ungleich übertragen werden könnte, dann hätten wir den Fall einer heterogenen Zeugung, den Fall einer Entstehung zweier neuer Arten aus einer Art. Wie indessen alle Beobachtungen lehren, werden auch bei den Einzelligen durch die Teilung die Arteigenschaften so streng und bis ins kleinste überliefert, daß einzellige Pilze, Algen, Infusorien auch noch im millionsten Glied ihren weitentfernten Vorfahren genau gleichen. Der Teilungsprozeß als solcher bildet bei den einzelligen Organismen nie und nirgends ein Mittel, um neue Arten ins Leben zu rufen!

Ebensowenig scheint es mir für die vielzelligen Organismen statthaft zu sein, die Zellenteilung bei der Entwicklung des Eies als Mittel für ganz entgegengesetzte Zwecke, als ein Mittel, durch das einmal Gleichartiges, das andere Mal Ungleichartiges entstehen soll, in Anspruch zu nehmen; auch hier kann jede Zellteilung ihrer Natur nach einzig und allein eine „erbgleiche“ sein; deshalb müssen alle aus dem Ei durch Fortpflanzung entstehenden Zellen Träger der vollen Erbmasse und der Art nach gleich sein.

In seinen Vorträgen über Deszendenztheorie erkennt Weismann die Berechtigung des obigen Einwandes nicht an. Er meint, daß wenn die Teilung nur erbgleich wäre, so könnte es keine Entwicklung der ersten Organismen zu höheren gegeben haben, so müßte jedes Lebewesen immer nur genaue Kopien seiner selbst als Nachkommen geliefert haben. Weismann übersieht, daß es noch einen anderen Weg als den der erbungleichen Teilung gibt, wodurch Zellen voneinander verschieden werden können, nämlich den Weg, daß sie sich durch neue Faktoren, die auf sie einwirken, in ihrer Beschaffenheit, wenn auch nur unbedeutend, langsam verändern. Wenn aber so veränderte Zellen sich teilen, so tun sie es nur durch erbgleiche Teilung, übertragen also ihre neuerworbenen Eigenschaften auf beide Tochterzellen gleichmäßig. Somit steht die Lehre von der erbgleichen Teilung in keinem Widerspruch zu der Annahme einer allmählich erfolgenden Umwandlung der Organismen.

Ebensowenig stichhaltig ist der Versuch Weismanns, die Existenz einer erbungleichen Teilung an dem Beispiel der „weiblichen und männlichen Eier“, der Rotatorien, der Blattläuse und der Phylloxera zu beweisen. Uns erscheint durchaus nicht als etwas Selbstverständliches der von ihm gezogene Schluß: „Wenn die kleinen Eier, aus welchen die Männchen hervorgehen, und die großen Eier, aus welchen die Weibchen kommen, alle aus einer ersten Urgenitalzelle hervorgegangen sind, so muß bei einer der die Vermehrung dieser ersten Zelle bewirkenden Teilungen eine Trennung der weiblichen von den männlichen Anlagen stattgefunden haben, d. h. eine erbungleiche Teilung, für die kein äußerer, auch kein intracellulärer Einfluß verantwortlich gemacht werden kann“.

Nach meiner Ansicht ist das volle Idioplasma in den großen Eiern ebensogut wie in den kleinen enthalten; denn beide sind gleicherweise Repräsentanten der Art und sind ebenso wie Samenfaden und Ei einer Tierart als Träger der Arteigenschaften einander gleichwertig. Ueber die Ursachen, durch welche das Geschlecht des sich entwickelnden Organismus bestimmt wird, wissen wir ja überhaupt noch sehr wenig. Im übrigen vergleiche man das hierüber handelnde Kapitel XXVI.

Zweitens lassen sich mit WEISMANNS Hypothese einer Zerlegung des Idioplasma durch erbungleiche Teilung die Erscheinungen der Reproduktion, der Keim- und Knospenbildung, ohne Annahme besonderer Hilfshypothesen, gar nicht in Einklang bringen. Bei vielen niederen Tieren und Pflanzen haben kleine Stückchen Körpersubstanz, die man den verschiedensten Regionen entnehmen kann, das Vermögen, wieder den ganzen Organismus aus sich zu reproduzieren. Bei der Annahme einer erbungleichen Teilung der aus dem Ei hervorgehenden Zellen ist dies nicht begreiflich, wohl aber, wenn jede Zelle, wie das Ei, infolge erbgleicher Teilung die Anlage zum Ganzen enthält und daher nur der besonderen Bedingungen bedarf, um selbst wieder Keimzelle zu werden.

In einer dritten Richtung lehren wieder die Ergebnisse der Pfropfung, der Transplantation und Transfusion, daß alle Zellen und Gewebe eines Organismus außer ihren sichtbaren, histologischen Eigenschaften auch noch latente, weniger offen zutage liegende Eigenschaften besitzen, welche sich als der Art eigentümlich nachweisen lassen und daher auf die gleichmäßige Verbreitung des Idioplasma durch den ganzen Organismus hindeuten (vgl. p. 483—495).

Viertens endlich fallen gegen die WEISMANNsche Hypothese schwer ins Gewicht alle Experimente, durch welche der Entwicklungsprozeß in seinen einzelnen Stadien abgeändert werden kann. Denn es läßt sich in verschiedener Weise auf experimentellem Wege beweisen, daß die einzelnen, durch Teilung entstehenden Zellen keineswegs durch einen voraus bestimmten Plan, der in der komplizierten Architektur des Idioplasma gegeben ist und durch die Art seiner Auseinanderlegung vollzogen wird, unabweislich nur für eine bestimmte Rolle von vornherein prädestiniert sind. Um dies dem Leser so klar wie möglich zu machen, kommen wir noch einmal auf die auf p. 260 beschriebenen Experimente zurück, durch welche die Lage der Teilebenen beim Furchungsprozeß durch Kompression der Eier in ganz gesetzmäßiger Weise stark abgeändert werden kann. Denn es werden hierdurch die sich vermehrenden Kerne auf ganz andere Bezirke der Eisubstanz, als es der Norm entspicht, verteilt und bald in dieser bald in jener Weise, je nach der Art der Kompression, gleichsam durcheinander gewürfelt.

Zur Erklärung dieser experimentellen Ergebnisse mögen die drei Schemata A, B, C (Fig. 428) dienen. A gibt über die Verteilung der Kernsubstanz bei normal gefurchten Eiern Aufschluß, B bei Eiern, die zwischen parallelen, horizontal gelagerten Platten gepreßt sind, und C bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertikal gestellten Glasplatten erfahren haben. Die Schemata zeigen uns die Lage der Furchungszellen und ihrer Kerne bei Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus. Auf den Stadien, wo durch die Teilung zwei übereinander gelegene Zellschichten gebildet worden sind, ist die tiefer gelegene von der anderen durch Schraffierung kenntlich gemacht worden. In den drei Schemata haben die Kerne Zahlen erhalten, damit der Leser sofort weiß, in welcher

Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen abstammen. Es wird dies durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:

```
                    1                                  2
        3                   4                5                   6
    7       8          9       10        11      12         13       14
  15 16   17 18      19 20   21 22     23 24   25 26      27 28    29 30
```

In den drei Schemata sind also die gleich bezifferten Kerne sowohl von gleicher Abstammung, als auch nach der ROUX-WEISMANNschen Hypothese von gleicher Qualität, während die verschieden bezifferten Kerne in ihren Eigenschaften voneinander abweichen.

Sehen wir nun, wie die Kerne bei den drei verschiedenen, zum Teil experimentell erzeugten Arten des Furchungsprozesses im Eiraum verteilt werden. Im ersten Teilungszyklus gleichen sich die Kerne in

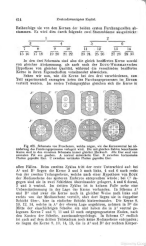


Fig. 428. Schemata von Froscheiern, welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprozesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen bezeichneten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. A normal entwickelte Eier. B zwischen horizontalen Platten gepreßte Eier. C zwischen vertikalen Platten gepreßte Eier.

allen Fällen. Beim zweiten Zyklus tritt der erste Unterschied auf: bei A^1 und B^1 liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Teilungsebene, welche nach einer Hypothese von ROUX der Medianebene des späteren Embryos entsprechen würde; bei C^1 dagegen sind sie in zwei Schichten übereinander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral. Im dritten Zyklus ist in keinem Falle mehr eine Uebereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden. In Schema A^2 und B^2 sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene verteilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-, hier in einfacher Schicht hintereinander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in A^2 der oberen Lage angehören, nehmen in B^2 die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in A^2 ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden, nach den Kanten der Scheibe, auseinandergedrängt. In Schema C^2 endlich ist auch auf dem dritten Teilstadium noch keine Medianebene entstanden; es liegen die Kerne 9, 10, 14, 13, die in A^2 und B^2 der rechten Körper-

Digitized by Google

seite angehören, in der dorsalen Zellschicht, und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Teilungszyklus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren A^3—C^3 lehrt, im Eiraum noch mehr durcheinander gewürfelt.

Während im normal geformten und gelagerten Ei die Vervielfältigung und Verteilung der Kernsubstanz in nahezu identischer, typischer Weise erfolgt, genügt schon die bloße Abänderung der Kugelform zum Zylinder oder zur Scheibe, um eine vollständige Andersverteilung hervorzurufen, wenn wir die Kerne auf Grund ihres Stammbaumes miteinander vergleichen. Je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufes werden sie bald mit diesem, bald mit jenem Raumteil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Wenn wirklich die Kerne durch den Fuchungsprozeß mit verschiedenen Qualitäten ausgestattet würden, wodurch die sie bergenden Dotterstücke von vornherein zu einem bestimmten Stücke des Embryos zu werden gezwungen wären, was für absonderliche Mißbildungen müßten dann aus den Eiern mit dem in verschiedenster Weise „durcheinandergewürfelten“ Kernmaterial entstehen? —

Eine vor wenigen Jahren ausgeführte experimentelle Studie von Pauline Dederer (XXII 1910), welche die Eier der Nemertine Cerebratulus lacteus durch Pressung während der 4 ersten Teilungen zu einer flachen Platte umwandelte und dann nach Aufhörung des Druckes ihre Entwicklung weiter verfolgte, ergab das gleiche Resultat wie beim Froschei. Es entstand trotz vollständiger Umlagerung der Kerne und trotz Umformung der Zellen ein normales Pilidium.

Mir scheint, daß Weismanns Keimplasma- und Determinantenhypothese bei jeder Aenderung der im Entwicklungsplan nicht vorgezeichneten Verhältnisse versagt oder immer wieder zu neuen, besonderen Hilfsannahmen greifen muß, die, wie Dürken (I 1919, p. 89) sehr richtig bemerkt, „eigentlich nichts anderes sind, als eine unnötig komplizierte Umschreibung der Hypothesen der erbgleichen Teilung, bei der jeder Kern die volle Anlagemasse erhält, von der aber je nach den Lagerungsverhältnissen des Kerns nur ein Teil in Tätigkeit tritt“. Deswegen, wie auch schon in allgemein philosophischer Hinsicht, beruht die Keimplasmahypothese auf falschen Grundannahmen. Denn die Entwicklung des Eies ist weder eine Selbstdifferenzierung, noch verläuft sie auf Grund von Selbstdetermination von Zellen.

Solchen Ansichten gegenüber stellt die Theorie der Biogenesis den allgemeinen Grundsatz entgegen, daß vom ersten Beginn der Entwicklung an die durch Teilung des befruchteten Eies entstehenden Zellen beständig in engster Beziehung zueinander stehen, und daß dadurch die Gestaltung des Entwicklungsprozesses sehr wesentlich mitbestimmt wird. Die Zellen determinieren sich zu ihrer späteren Eigenart nicht selbst, sondern werden nach Gesetzen, die sich aus dem Zusammenwirken aller Zellen auf den jeweiligen Entwicklungsstufen des Gesamtorganismus ergeben, determiniert. Allerdings sind die Wirkungen, welche von einer Zelle auf die Nachbarzellen oder umgekehrt vom Ganzen auf die einzelnen Zellen ausgeübt werden, für uns nicht unmittelbar wahrnehmbar. Daß aber solche stattfinden müssen, läßt sich auf Grund zahlreicher verschiedenartiger Experimente schließen, durch welche in den letzten Jahren unsere Einsicht in das Wesen des organischen Entwicklungsprozesses eine bedeutende Vertiefung erfahren hat.

Digitized by Google

Es wird nun unsere Aufgabe auf den folgenden Seiten des XXII. Kapitels sein, noch weitere Beweise zugunsten der Biogenesis zusammenzustellen. Hierzu lassen sich teils die zahlreichen, in der verschiedensten Weise ausgeführten, neuzeitlichen Experimente, teils gelegentlich zu beobachtende natürliche Abnormitäten in der Entwicklung des Eies verwerten.

Bei Ausdehnung der Experimente auf die verschiedensten Stämme und Klassen des Tierreichs hat sich ergeben, daß die Eier einzelner Tiere je nach ihrem schon früher besprochenen protoplasmatischen Bau Ergebnisse liefern, die sich zum Teil in auffallender Weise zu widersprechen scheinen und daher auch vieljährige Kontroversen veranlaßt haben. Mit Rücksicht hierauf hat man die Eier in zwei Gruppen, die allerdings durch Uebergänge miteinander verbunden sind, eingeteilt, in die Gruppe der Regulationseier und in die Gruppe der Mosaikeier. An dieser Einteilung soll auch hier festgehalten werden, obwohl die einander widersprechenden Ergebnisse nicht prinzipieller Art sind, sich leicht auf besondere Ursachen im Bau des unbefruchteten Eies zurückführen und so aufklären lassen, daß sie in den Anschauungskreis der Biogenesis sich zwanglos einfügen.

Für unsere Zwecke sind allerdings die wichtigsten und lehrreichsten Objekte die Regulationseier, mit denen wir daher auch unsere Darstellung beginnen.

Die Regulationseier

sind im allgemeinen klein und protoplasmareich; sie teilen sich entweder äqual oder zum Teil auch inäqual. Ihre ersten Teilstücke nehmen, wenn man sie voneinander trennt, leicht wieder die ursprüngliche Ausgangsform an, nur in entsprechend verkleinertem Maßstabe, je nachdem es sich um ein Teilstück des ersten, zweiten oder dritten Furchungsstadiums handelt. An einem so beschaffenen Objekt, den Eiern von Seeigeln, hat zuerst Driesch eine Reihe höchst wichtiger Experimente ausgeführt. Dadurch, daß er Seeigeleier nach eben beendeter erster Teilung in einem mit Meerwasser gefüllten Röhrchen vorsichtig schüttelte, gelang es ihm in vielen Fällen, die Eihülle zu sprengen, die beiden Teilstücke zu isolieren und sie dadurch zu zwingen, sich getrennt voneinander weiterzuentwickeln. Und siehe da! Aus jeder Teilhälfte entstand jetzt nicht ein monströses Stück eines Embryos, sondern der Teil war durch die Trennung selbst wieder zu einem Ganzen geworden. Er rundete sich mehr ab, furchte sich weiter, wandelte sich dann in eine geschlossene Keimblase um. Aus dieser entstand eine Darmlarve (Gastrula) und schließlich ein Pluteus. Driesch hat somit aus einer Teilhälfte des ganzen Eies eine wirkliche Seeigellarve gezüchtet, die sich von den gewöhnlichen Larven nur durch eine geringere Größe unterschied, da sie ja nur aus der Hälfte des Materials hervorgegangen war.

Die von Driesch geübte Methode versuchte dann der amerikanische Forscher Wilson mit gleichem Erfolg beim Amphioxus, einem Tiere, das für uns in dieser Frage besonderen Wert besitzt, weil es schon hoch organisiert, mit Rückenmark, Chorda, Nieren, Leibeshöhle, Muskelsegmenten etc. ausgerüstet ist und seinem ganzen Bau nach zum Stamme der Wirbeltiere hinzugerechnet werden muß. Durch Schütteln trennte er bei einzelnen Eiern, die sich auf dem Stadium der Zweiteilung befanden, die einzelnen Furchungszellen voneinander und züchtete sie isoliert weiter. Auch bei seinen Versuchen (Fig. 429) entwickelten sich

aus den Teilstücken normale Keimblasen, aus diesen wieder Gastrulae, die nur die halbe Größe (B) der entsprechenden normalen Embryonalform aufwiesen. Es ließen sich sogar ältere Embryonen mit Chorda, Nervenrohr und Ursegmenten heranzüchten.

Aehnliche Experimente sind seitdem noch bei anderen Tieren ausgeführt worden, bei Cölenteraten (ZOJA), bei Ascidien (Fig. 430 und 431, CHABRY, DRIESCH, CRAMPTON), bei Amphibien (HERTWIG, HERLITZKA, MORGAN, SPEMANN) etc.

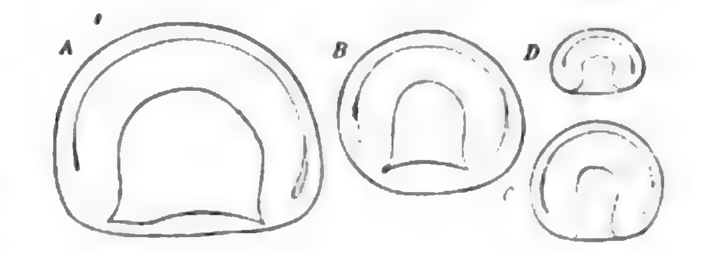


Fig. 429. **Normale und Teilgastrulae von Amphioxus.** Nach WILSON. A aus dem ganzen Ei, B aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, C des viergeteilten, D des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

Die bei Ascidiella aspersa gewonnenen Ergebnisse veranschaulichen die Fig. 430 und 431. In Fig. 430 A ist die durch Anstich zerstörte Hälfte (*G*) des Zweiteilungsstadiums geronnen, während die unverletzt gebliebene Hälfte *D* weiter lebt, sich nach einiger Zeit teilt (Fig. 430 B) und sich bald in eine kleine Gastrula (C) umwandelt. Die Gastrula läßt sich sogar noch zu einer Larve (Fig. 431) weiterzüchten, welche Chorda, Nervenrohr, Otolith, Papillen zum Anheften, Anlage des Atriums entwickelt zeigt.

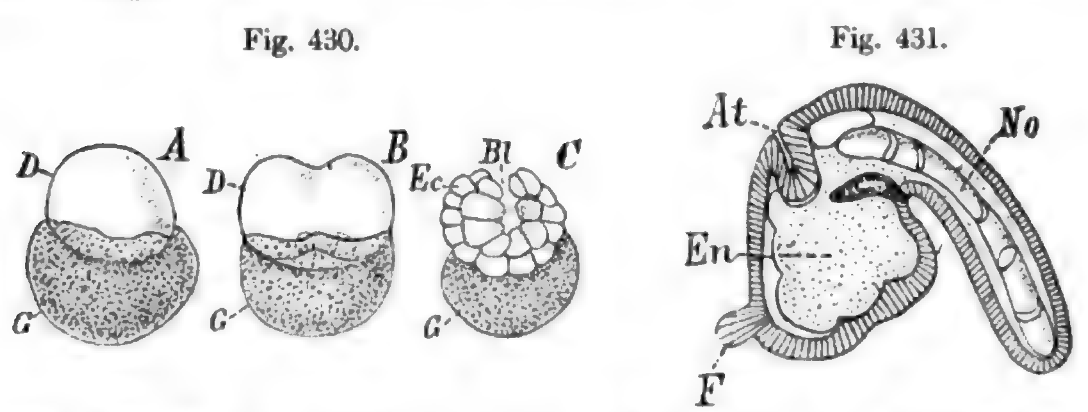


Fig. 430. **Ei von Ascidiella aspersa, bei welchem eine Teilhälfte durch Anstich mit einer Glasnadel zerstört ist.** Nach CHABRY. A Bald nach Zerstörung der einen Teilhälfte gezeichnet. B Die erhaltene Eihälfte im Stadium der Zweiteilung vom oberen Pol gesehen, wie es die Richtungskörperchen lehren. C Die überlebende Eihälfte auf dem Gastrulastadium. *Bl* Blastoporus; *Ec* Ektoderm; *G* zerstörte, *D* überlebende Eihälfte.

Fig. 431. **Larve von Ascidiella aspersa,** von halber Größe, entwickelt aus einem halben Ei, da auf dem Stadium der Vierteilung zwei Viertelzellen durch Anstich zerstört wurden. Die Larve zeigt den Schwanz mit entwickelter Chorda und den Beginn der Einstülpung eines Atriums. Nach CHABRY. *At* Atrium; *En* Entoderm; *F* Papille zum Anheften; *No* Chorda.

Besondere Erwähnung verdienen auch Experimente an Tritoneiern, schon wegen der neuen, eigenartigen Methode, nach der sie ausgeführt worden sind. Die Methode hat O. HERTWIG zum erstenmal ausgedacht und auch bei diesem Objekt wie beim Seeigel versucht, die beiden ersten Furchungshälften voneinander zu trennen. Da wegen der derben Dotterhaut eine Trennung durch Schütteln sich als unausführbar erwies, legte ich die Schlinge eines feinen Seidenfadens um das eben zwei-

Digitized by Google

geteilte Ei in der Richtung der ersten Teilebene herum und schnürte sie langsam zu. Der beabsichtigte Erfolg wurde anfangs nicht erreicht; daher wurden die Versuche wegen der Schwierigkeit der Ausführung von mir aufgegeben, aber bald darauf von dem Italiener HERLITZKA wiederholt, der die Methode verbesserte und es dann auch erreichte, die beiden ersten Teilhälften des Eies durch Durchschnürung teilweise oder ganz voneinander zu trennen. Auf diesem Wege glückte es auch bei einem so hochstehenden Wirbeltier wie Triton (Fig. 432), aus jeder Eihälfte einen ganzen, wohlausgebildeten Embryo von halber Größe innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle zu züchten. Seitdem ist die Durchschnürungsmethode an dem gleichen Objekt von verschiedenen Forschern mit demselben Erfolg wiederholt, besonders aber von SPEMANN zu einer Reihe systematisch durchgeführter Untersuchungen verwertet worden.

Entsprechende Ergebnisse, wie bei der Trennung der beiden ersten Teilhälften erhält man, wenn bei den Eiern von Seeigeln, Cölenteraten und besonders von Amphioxus nach dem zweiten Teilstadium die 4, oder nach dem dritten Teilstadium die 8 Furchungskugeln voneinander durch Schütteln getrennt und isoliert fortgezüchtet werden. Es gelingt nicht selten, aus den Bruchteilen, die nur $^1/_4$ oder $^1/_8$ des ganzen Eies repräsentieren, gleichwohl noch ganze Keimblasen und ganze Gastrulae zu gewinnen, die allerdings dann nur $^1/_4$ oder $^1/_8$ so groß als das normale Entwicklungsprodukt sind (Fig. 429 C und D).

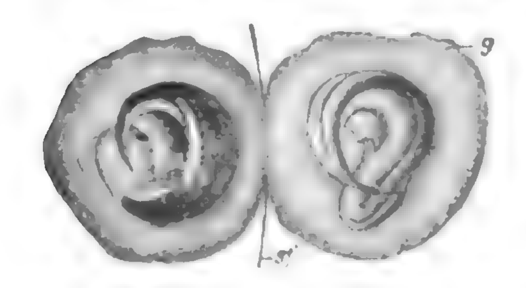


Fig. 432. **Ein Ei von Triton cristatus**, bei welchem auf dem Zweiteilungsstadium die zwei Zellen durch Umschnüren mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich infolgedessen zu zwei selbständigen Embryonen entwickelten. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der zwei aus einem Ei entstandenen Embryonen. Nach HERLITZKA. *g* Gallerte, *sf* zur Umschnürung benutzter Seidenfaden.

Alle diese Versuche lehren in unzweideutiger Weise, daß von den 2, 4 oder 8 ersten Teilstücken eines Eies ein jedes sich in seinem Entwicklungsvermögen sehr verschieden verhält, je nachdem es sich mit den anderen Zellen in normaler Weise zu einem Ganzen verbunden in Korrelation mit ihnen oder getrennt vom Ganzen für sich allein entwickelt. Im ersten Falle wird es in seiner Entwicklung vom Ganzen aus, dessen Teil es ist, durch die Beziehungen zu anderen Teilen in seinen Schicksalen bestimmt und trägt nur zur Bildung eines halben (resp. vierten und achten) Teiles des embryonalen Körpers bei, im anderen Fall erzeugt es aus sich allein das Ganze, weil es von Haus aus die Anlage dazu in sich trägt, und weil es durch die Abtrennung von den anderen ihm artgleichen Teilen selbst wieder ein Ganzes geworden ist. Von den ersten Furchungszellen ist also eine jede ihrem inneren Wesen nach gewissermaßen Teil und Ganzes zugleich und kann je nach den Umständen bald in dieser, bald in jener Weise erscheinen. Es enthält z. B. jede der beiden ersten Furchungszellen nicht nur die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für eine Körperhälfte, sondern für den ganzen Organismus, und nur dadurch entwickelt sich normalerweise die linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, daß sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist.

Man kann übrigens den mitgeteilten Versuchen der Zerlegung zwei- und viergeteilter Eier noch eine andere interessante Modifikation geben

Digitized by Google

und dadurch erreichen, daß sich aus der zweigeteilten Eizelle weder ein einfacher Embryo, noch ihrer zwei, sondern ein verschieden gestaltetes Mittelding zwischen beiden, eine Doppelmißbildung, entwickelt. Zu dem Zwecke muß man versuchen, die beiden Teilhälften durch Schütteln oder andere Eingriffe nur teilweise voneinander zu trennen; man muß nur die normale Korrelation der beiden Zellen, ihre bei dem Furchungsprozeß entstandene Lage zueinander, oder ihre Form und die Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen, wo solche schärfer gesondert sind, stören und etwas abändern.

Auf diesem Wege lassen sich an geeigneten Versuchsobjekten, besonders an Eiern von Amphioxus und Amphibien, aus einem Ei Mißbildungen erhalten, bei welchen der vordere Teil des Körpers in größerer oder geringerer Ausdehnung doppelt, der übrige hintere Teil einfach angelegt ist.

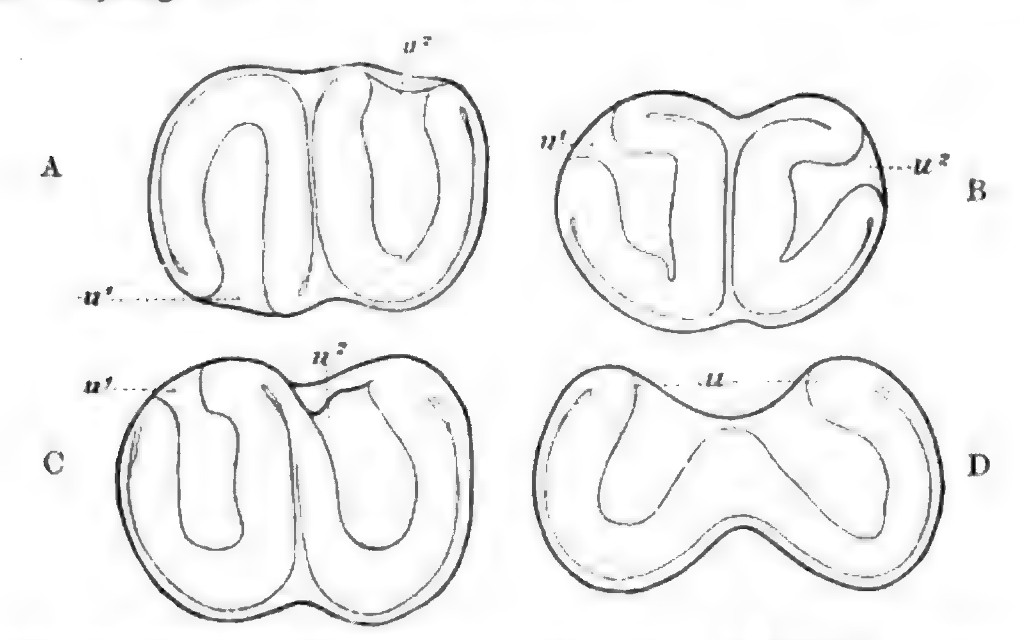


Fig. 433. **Vier Doppelgastrulae von Amphioxus** (A B C D), entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweiteilung, 7 Stunden nach der Befruchtung. Nach WILSON. u^1 u^2 Nach verschiedenen Richtungen orientierter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae; u gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

Durch Schütteln der Eier von Amphioxus rief WILSON in vielen Fällen nur eine Verschiebung der 2 resp. 4 ersten Furchungskugeln hervor und erzielte so gewissermaßen, als einen Kompromiß zwischen einer doppelten und einer einfachen Entwicklung, Zwillinge von sehr verschiedener Form.

Aus der Abhandlung von WILSON habe ich in Fig. 433 vier Beispiele von Doppelgastrulae zusammengestellt, welche in dieser Weise neben vielen anderen erhalten wurden. Sie zeigen, wie infolge bloßer Verschiebung der beiden ersten Teilhälften aneinander aus jeder für sich eine Gastrula entstanden ist, die mit der anderen bald mehr, bald minder weit zusammenhängt. Dabei sind in jedem der vier ausgewählten Fälle die Zwillingsgastrulae mit ihren Achsen und ihrem Urmund in verschiedener Weise zueinander orientiert. Entweder münden die beiden Gastrulahöhlen mit einem gemeinsamen, weiten Urmund aus (D) oder die beiden Blastopori sind ganz getrennt; hierbei können sie entweder nebeneinander (C) an der Oberfläche des Zwillings ausmünden oder so,

Digitized by Google

daß der eine nach vorn, der andere nach hinten (A), oder der eine nach links, der andere nach rechts (B) gelegen ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung muß das Aussehen der vier Zwillinge, wenn Nervenrohr, Chorda etc. angelegt werden, sehr verschieden ausfallen, wie sich aus der ungleichen Stellung der Achsen der Gastrulae zueinander von selbst ergibt. Auch einige ältere derartige Doppelmißbildungen mit Chorda und Muskelsegmenten etc. hat WILSON gezüchtet und abgebildet, worüber das Nähere aus seiner Abhandlung zu ersehen ist.

Durch einen eigenartigen Kunstgriff hat ferner OSCAR SCHULTZE Verdoppelungen von Froscheiern erreicht, die sonst sehr wenig zu derartigen Mißbildungen neigen. Er hat Froscheier zwischen horizontalen Objektträgern gepreßt und unmittelbar nach der Zweiteilung umgekehrt. In jeder Teilhälfte machte sich hierauf das Bestreben geltend, die animale, pigmentierte Hälfte durch Umkehrung wieder mehr nach oben zu bringen. Infolgedessen wird allmählich die normale Lage der beiden Furchungshalbkugeln zueinander mehr gelockert und verändert. Ihre

Fig. 434.

Fig. 435.

A B

Fig. 434. **Schnitt durch ein komprimiertes und nach Beginn der ersten Furche gedrehtes Ei von Rana fusca auf dem Blastulastadium nach Aufhebung der Kompression.** *k* Keimhöhle. Nach WETZEL.

Fig. 435 A und B. **Zwei zwischen horizontalen Platten gepreßte Eier von Rana fusca,** welche auf dem Stadium der ersten Furche so gedreht wurden, daß das helle Feld genau nach oben gerichtet war. Nach OSCAR SCHULTZE. A Medullarrinne mit vorderer Teilung als Anlage einer Duplicitas anterior; B dasselbe Ei ist zu einem typischen Dicephalus geworden.

animalen Abschnitte stellen nicht mehr zusammen eine einfache animale Scheibe dar, sondern sind in zwei getrennte Felder zerlegt, indem sich ein Streifen von vegetativer Dottermasse zwischen sie trennend hineinschiebt. Die so hervorgerufene Störung in der normalen Korrelation der beiden Zellen wird dann im weiteren Verlauf wieder die Ursache, daß bei fortgesetzter Furchung zwei getrennte Furchungshöhlen (Fig. 434 *k k*) entstehen, daß aus dem einfachen Ei also eine Doppelkeimblase wird, und daß sich an dieser zwei Gastrulaeinstülpungen bilden. Da jede der aus dem natürlichen Zusammenhang gebrachten Hälften sich teilweise selbständig entwickelt, liefert das ursprünglich einfache, aber durch Kompression und Umkehr in veränderte Bedingungen gebrachte Froschei anstatt eines einfachen Embryos Zwillinge, die teilweise untereinander zusammenhängen und einzelne Körperteile gemeinsam haben.

Von den für die Theorie der Biogenesis ebenfalls sehr lehrreichen Doppelbildungen des Froscheies gebe ich drei Beispiele in den Fig. 435 bis 438 aus den interessanten Abhandlungen von OSCAR SCHULTZE und

Digitized by Google

von WETZEL. WETZEL hat die Umkehrversuche mit dem gleichen Erfolg wiederholt und die mißgebildeten Eier auf Schnittserien weiter untersucht.

Fig. 435 A und B stellt eine aus einem normalen Ei künstlich erzeugte Duplicitas anterior auf einem jüngeren (A) und einem älteren Stadium (B) dar, beide vom Rücken aus gesehen. Auf dem jüngeren Stadium sind die Medullarwülste entwickelt, welche, von der Norm abweichend, eine in drei Zipfel auslaufende Rinne begrenzen. Die nach vorn gerichteten kürzeren Zipfel sind die Anlagen für zwei getrennte Köpfe, sie liefern beim Verschluß der Ränder der einander gegenüberstehenden Medullarwülste zwei Röhren, aus denen sich die einzelnen Blasen für zwei Gehirne differenzieren. Der hintere Zipfel ist die Anlage für den hinteren gemeinsamen Rumpfteil der Doppelbildung, indem die gegenüberstehenden Medullarwülste bei ihrem Verschluß ein einfaches Rückenmarksrohr liefern.

Im Laufe der weiteren Entwicklung ist aus dem Stadium A der in B abgebildete Embryo entstanden mit zwei vollkommen getrennten,

Fig. 436.

Fig. 437.

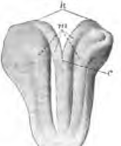


Fig. 436. **Ei von Rana fusca,** nach derselben Methode, wie in Fig. 435 behandelt. Nach OSCAR SCHULTZE. Auf jeder der beiden Eihälften haben sich Medullarwülste entwickelt, deren Kopfteile jedoch entgegengesetzt gelagert sind.

Fig. 437. **Ei von Rana fusca,** nach derselben Methode, wie in Fig. 435 und 436 behandelt. Nach WETZEL. Aus jeder Eihälfte ist ein Embryo mit Medullarwülsten entstanden. Beide Embryonen zeigen Rückenmark und Chorda getrennt, sind dagegen in der Bauchgegend verschmolzen. *k* Getrennte Kopfenden; *m* Medullarwülste; *c* Linie, in der die median gelegenen Medullarwülste zusammentreffen.

weit entwickelten Köpfen, deren jeder mit zwei großen Kiemenbüscheln ausgestattet ist. Die Verdoppelung erstreckt sich auch noch auf den vordersten Teil des Rumpfes, während die Rumpfmitte und das Schwanzende einfach sind. Ventralwärts besitzt die Duplicitas anterior einen gemeinsamen Dottersack.

Noch weiter ist die Sonderung der beiden Anlagen in Fig. 436 gediehen. Aus jeder Hälfte des zweigeteilten Eies hat sich eine von hohen Medullarwülsten begrenzte, von der anderen ganz isolierte Medullarrinne entwickelt, und zwar so, daß ihre Kopfenden nach entgegengesetzten Enden in ähnlicher Weise wie bei der Doppelgastrula des Amphioxus (Fig. 433 A) orientiert sind. Aus den Anlagen kann man mit großer Sicherheit hinsichtlich des weiteren Verlaufes wohl voraussagen, daß zwei mit ihren Achsenorganen vollkommen gesonderte Embryonen zustande kommen werden, die nur ventralwärts einem gemeinsamen Dottersack aufsitzen.

In dem dritten Beispiel endlich (Fig. 437) sind aus den beiden ersten Furchungszellen infolge der Kompression und Umkehrung zwei

Digitized by Google

Embryonen hervorgegangen, die mit ihren Längsachsen parallel und dicht nebeneinander liegen, wie die Doppelgastrulae von Amphioxus (Fig. 433 C). Sie befinden sich auf dem Stadium der Medullarrinne mit weit vorspringenden Rückenwülsten. Nur die Kopfenden, welche in derselben Richtung orientiert sind, weichen nach vorn, wie in der Fig. 435 A, ein wenig auseinander und sind vollständig gesondert.

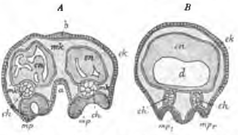


Fig. 438 A und B. **Zwei Durchschnitte durch die in Fig. 437 abgebildete Doppelmißbildung.** Nach Wetzel.

Auf einer Querschnittserie (Fig. 438 A und B) durch den abgebildeten Embryo (Fig. 437) sieht man in dem Schnitt durch das Kopfende (Fig. 438 A) zwei in sich abgeschlossene Kopfdarmhöhlen (*en*), zwei Rückenseiten (*ch*) und zwei Hirnanlagen, zwischen welche eine tiefe, von Ektoderm ausgekleidete Rinne einschneidet. Die eine Hirnanlage ist bereits zum Rohr geschlossen, die andere noch als Rinne geöffnet. In der Mitte der Doppelbildung (Fig. 438 B) sind beide Anlagen näher zusammengerückt. Während ventralwärts die in den Kopfanlagen getrennten Darmhöhlen zu einem Hohlraum verschmolzen sind, haben sich die Rückenorgane noch ganz gesondert erhalten; doch liegen die beiden Medullarrinnen so dicht zusammen, daß die einander zugekehrten Medullarwülste sich mit ihren Rändern fast berühren.

Fig. 439. **Larve von Triton taeniatus mit weitgehender Verdoppelung des Vorderendes** (Duplicitas anterior). Nach Spemann.

Entsprechende Doppelmonstra, wie die eben besprochenen, lassen sich bei den Amphibien auch durch die von O. Hertwig und Herlitzka eingeführte Methode der Durchschnürung gewinnen, wenn die Trennung nur eine unvollständige bleibt. Von den vielen interessanten Mißbildungen, die auf diesem Wege Spemann aus Tritoneiern gezüchtet hat, liefert uns Fig. 439 ein Beispiel. Infolge der nur teilweise erreichten Trennung der beiden ersten Embryonalzellen ist eine Duplicitas anterior entstanden mit doppelten, vollständig normal ausgebildeten Köpfen, die einem gemeinsamen, einfachen Rumpf mit einfachem Schwanzende aufsitzen. Monstra, wie das abgebildete, sind schon so weit entwickelt, daß sie sich vermöge ihrer wohlausgebildeten Muskulatur im Wasser lustig fortbewegen und sich Nahrung suchen. Sie besitzen

Digitized by Google

schon alle Organe der erwachsenen Tiere: auch Augen, Ohren, äußere Kiemen etc.

Aehnliche Doppelmißbildungen, wie sie infolge künstlicher Eingriffe durch einfache Verlagerung der Furchungselemente eines ganz normalen, einfachen Eies willkürlich erzeugt werden können, kommen in der Natur zuweilen auch ohne gewaltsamen Eingriff zur Entwicklung aus Ursachen, die sich noch unserer Kenntnis entziehen. Besonders häufig werden sie bei den großen, dotterreichen Eiern der Fische (Forellen), Reptilien und Vögel beobachtet.

An einem sonst anscheinend normalen Ei entstehen anstatt einer zwei Gastrulaeinstülpungen an zwei getrennten Stellen der Keimblase (Randzone der Keimscheibe meroblastischer Eier, Fig. 440 A). Je nach der Lage der zwei Einstülpungen, die gleichsam als die Kristallisationspunkte für die weitere Embryobildung bezeichnet werden können, werden jetzt die Embryonalzellen der Keimscheibe in den Entwicklungsprozeß hineingezogen, in genauer bestimmte Lagen zueinander gebracht und zur Organbildung benutzt. Im Anschluß an eine doppelte Gastrulaeinstülpung entstehen dann anstatt zweier vier Ohrbläschen, vier Augenbläschen, vier Geruchsgrübchen etc. aus Zellgruppen, die durch ihre Lage zu den Orten der ersten Einstülpung bestimmt werden.

Fig. 440. A und B **Zwei Schemata zur Erläuterung der Entstehung einer Doppelmißbildung des Lachses aus zwei Gastrulaeinstülpungen.** K^1 K^2 Rechte und linke Kopfanlage einer Doppelbildung. Z Zwischenstück. C **Schematische Darstellung der Keimscheibe eines Hühnchens mit zwei Primitivrinnen.**

Je nachdem ferner die zwei Gastrulaeinstülpungen am Keimscheibenrand in größerer Nähe oder in größerer Entfernung voneinander aufgetreten sind, fallen die vorderen verdoppelten Rumpfteile kürzer oder länger aus, wovon dann wieder die Länge des sich einfach anlegenden, hinteren Körperendes abhängt (Fig. 440 B, C).

Nach meiner Beurteilung bilden die Doppelmißbildungen, deren Entstehung durch die experimentell erzeugten Formen unserem Verständnis erheblich näher gerückt ist, ein sehr wertvolles und beweiskräftiges Material für die Theorie der Biogenesis. Denn wie hier gerade durch die Abweichung von der Norm deutlich hervortritt, sind die Embryonalzellen nicht von vornherein für bestimmte Aufgaben im Entwicklungsprozeß im Sinne der Weismannschen Lehre determiniert, sondern werden je nach den Bedingungen, unter die sie auf dem normalen oder auf dem experimentell abgeänderten Wege geraten, zu dieser oder jener Rolle und zum Aufbau dieses oder jenes Organes und Gewebes verwandt. Je nachdem durch künstliche Eingriffe die beiden ersten Teilstücke gegeneinander verschoben und in verschiedene Stellungen gebracht werden, nehmen aus ihnen vollkommene oder partielle Verdoppelungen der mannigfachsten Art ihren Ursprung. Wer nur irgendwie mit den Grundprozessen bekannt ist, durch die sich die Entwicklung eines Tieres vollzieht, wird einsehen, daß die Gesetzmäßigkeiten, welche in der außerordentlich regelmäßigen Zusammenpassung der korrespondierenden Organe der linken

Digitized by Google

und der rechten Körperhälfte auch bei den Doppelmißbildungen zu beobachten sind, sich allein aus Wachstumskorrelationen begreifen lassen, d. h. aus den Beziehungen, in welche die vorhandenen, bestimmt gelagerten Embryonalzellen durch den Entwicklungsprozeß selbst erst gebracht werden.

Besonders die Gastrulation ist als das erste kritische Stadium zu erkennen, auf welchem infolge der Einstülpung und Bildung zweier Keimblätter, sowie infolge der Konkreszenz des Urmundes und der Bildung der Rückengegend die embryonalen Zellen für wichtige verschiedene Aufgaben determiniert werden. Nach der Theorie der Biogenesis ist dies von vornherein zu erwarten, da durch die Gastrulation zum erstenmal die den Ausschlag gebenden Lagebeziehungen der Zellen zueinander in einschneidender Weise geändert werden. Durch mustergültige Experimente, die sich über viele Jahre erstrecken, hat Spemann zum Verständnis dieser wichtigen Periode beigetragen. Er hat die Methode der embryonalen Transplantation bis zu höchster Meisterschaft ausgebildet, indem er mit zweckmäßig hergestellten Instrumenten unter dem Präpariermikroskop einen kleinen Bezirk des äußeren Keimblattes aus verschiedenen Gegenden einer Gastrula entnahm und einem anderen Bezirk einer zweiten in entsprechender Weise operierten Gastrula einpflanzte. Die Ergebnisse fielen verschieden aus, je nachdem es sich um ein sehr frühes oder späteres Stadium handelte. Bei einem Austausch zwischen gleich weit entwickelten Keimen zu Beginn der Gastrulation stellte Spemann fest, daß die ektodermalen Zellen sich noch für diese oder jene Aufgabe, je nach dem Orte der Transplantation durch die veränderten Nachbarschaftsbeziehungen bestimmen lassen. „Ein Stückchen reines Ektoderm, in mäßiger Entfernung über dem Urmund entnommen, welches normalerweise Medullarplatte geliefert hätte, wird zwischen Epidermiszellen zu Epidermis; ein ebensolches Stückchen von der entgegengesetzten Seite des Keimes, eigentlich zu Epidermis bestimmt, wird zwischen Zellen der Medullarplatte zu Medullarplatte“ (1918 p. 460).

In ähnlicher Weise ließ sich durch die Methode der embryonalen, verschieden variierten Transplantation allgemein feststellen, daß dasselbe Stück Ektoderm zu Auge, Hirn und Rückenmark oder zu Epidermis werden kann, je nach der Umgebung, in welcher es sich entwickelt. Mit Recht schließt hieraus Spemann, daß „das betreffende Keimmaterial zum mindesten noch in hohem Maße umbildungsfähig, undifferenzierungsfähig, wenn es nicht noch unter sich ganz indifferent ist“ (l. c. p. 525).

Nicht minder interessant ist ein zweiter Versuch, der zeigt, wie durch den Eingriff ein Stück Bauchhaut zur Bildung einer Urmundlippe und einer halben Medullarplatte veranlaßt werden kann. Spemann trennte zu Beginn der Gastrulation zwei Tritonkeime in der Medianebene und vereinigte dann die so erhaltenen Hälften von zwei Individuen mit den Schnittflächen kreuzweise miteinander, und zwar die rechte mit der rechten, die linke mit der linken. Dabei kommt die eine halbe Urmundlippe dorsal, die andere ventral am vereinigten Keim zu liegen. Jede beginnt sich dann zu ergänzen, indem nach der bald eingetretenen Verwachsung der Schnittflächen jede Urmundeinstülpung auf die angeheilte Hälfte übergreift. Infolgedessen entsteht im weiteren Verlauf der Entwicklung anstatt einer halben eine vollständige Medullarplatte, indem Zellmaterial der angeheilten Eihälfte, welche sonst zu Epidermis der Bauchfläche geworden wäre, sich in die ergänzende Hälfte der Medullarplatte umwandelt. Man erhält so schließlich nach einigen Tagen durch die kreuz-

Digitized by Google

weise Vereinigung der beiden jungen Gastrulahälften zwei vollständige an entgegengesetzten Flächen der Eikugel gelegene Embryonen, einen jeden ausgerüstet mit Hirn- und Medullarrohr, mit zwei Augen- und Hörbläschen, mit Chorda und zwei Reihen von Ursegmenten. Auch dieser Versuch lehrt wieder recht augenfällig die Totipotenz der embryonalen Zellen und ihres Kernidioplasma auf einem schon relativ weit vorgerückten Entwicklungsstadium (1918 p. 499, 508).

Wie bei einiger Ueberlegung zu erwarten ist, muß in der Entwicklung ein Stadium eintreten, wo infolge der veränderten und schon längere Zeit bestandenen Nachbarschaftsbeziehungen die vorher noch umbildungsfähigen Zellen allmählich für eine bestimmte Aufgabe fester determiniert werden, so daß es auch durch Transplantation in eine andere Umgebung nicht mehr gelingt, die schon vorausgegangenen Einflüsse wieder rückgängig zu machen oder die einem Zellenbezirk schon aufgeprägte Entwicklungstendenz aufzuhalten. Solches lehren Transplantationsversuche an Tritonembryonen mit gut ausgeprägter, aber noch weit offener Medullarplatte. Wenn man aus dieser „ein Stück mit den darunter befindlichen Anlagen von Chorda, Mesoderm und Darm ausschneidet und in umgekehrter Orientierung wieder einheilen läßt, so entwickeln sich die Hirnabschnitte, deren Anlagen versetzt worden sind, genau so weiter, als befänden sie sich noch an ihrer normalen Stelle". Oder wenn man ein kleines Stück Medullarplatte in die Epidermis verpflanzt, so heilt es zuerst glatt ein, wird dann aber, „ähnlich wie die normale Medullarplatte, von der Epidermis überwachsen und versinkt in die Tiefe. Dort entwickelt es sich im Bindegewebe unter der Haut weiter, zu demselben Teil des Gehirns, den es an seinem normalen Ort gebildet hätte. Ein Stückchen z. B. vorn seitlich entnommen, bildet in der Hauptsache ein Auge" (l. c. p. 522).

Bei der Erklärung der von mir zusammengestellten zahlreichen Ergebnisse der beschreibenden und der experimentellen Entwicklungslehre (p. 609–625) versagen alle Präformationshypothesen in der von Weismann ausgebildeten, starren Form ihren Dienst oder müssen mit Zusatzhypothesen derart beladen werden, daß sie auch dadurch sich in ihr Gegenteil verwandeln. Die Theorie der Biogenesis dagegen stößt auf keine prinzipiellen Schwierigkeiten. Einige wenige Bemerkungen werden genügen, um dies zu zeigen.

Von allen Experimenten abgesehen, wird man schon bei logischer Analyse des Entwicklungsprozesses zur Erkenntnis geführt, daß auch bei Annahme erbgleicher Teilung die neugebildeten Zellen trotzdem von Stadium zu Stadium unter verschiedene differenzierende Ursachen geraten, ohne das wir zu diesem Zweck mit Weismann und Roux eine Zerlegung des Keimplasma in differente Determinantengruppen anzunehmen haben. Verändern sie doch fortwährend ihre Beziehungen zum Ganzen und mithin zum zukünftigen Endprodukt des Entwicklungsprozesses, wenn wir ihren Anteil daran gewissermaßen in Gedanken voraus bestimmen wollen. Denn auf der ersten Stufe der Furchung macht jede Zelle die Hälfte des Ganzen, auf der zweiten Stufe nur ein Viertel, dann nur ein Achtel, ein Sechzehntel und so weiter aus und nimmt demnach selbstverständlicherweise auf jeder Stufe in anderen Bruchwerten an der Ausbildung des entwickelten Organismus teil. Dabei verändert sich auch die Form der Zellen, indem sie Halbkugeln, Quadranten, Oktanten etc. werden, nach allgemeinen Gesetzen, die sich aus dem Verhältnis der Teile zur Natur des Ganzen ergeben.

Und ebenso ändern sich einfach infolge erbgleicher Teilung viele andere Beziehungen der Zellen zueinander und zur Außenwelt. Erstens ruft die Kernsubstanz — um noch einige besonders deutlich zutage tretende Verhältnisse herauszugreifen — eine immer größer werdende Mannigfaltigkeit schon allein dadurch hervor, daß sie sich durch eine Reihe der verwickeltesten chemischen Prozesse Schritt für Schritt Stoffe aus dem im Ei aufgespeicherten Reservematerial sowie Sauerstoff aus der umgebenden Atmosphäre aneignet. Denn die Massenzunahme der Kernsubstanz hat nach allgemeinen Gesetzen des organischen Wachstums ihre fortlaufende Vermehrung in 2, 4, 8, 16 gleichartige Stücke etc. zur Folge. Die Vermehrung ist aber gleichzeitig wieder die Ursache für eine sich stetig ändernde räumliche Verteilung der Substanz. Die 2, 4, 8, 16 etc. durch Teilung entstandenen Kerne weichen ebenfalls wieder nach Gesetzen in entgegengesetzten Richtungen auseinander und gewinnen in bestimmten Abständen voneinander neue Stellungen im Eiraum. Waren anfangs alle Stoffteilchen des Eies um den befruchteten Kern herum als einziges Kraftzentrum angeordnet, so gruppieren sie sich jetzt um so viele individuelle Zentren herum, als neugebildete Kerne vorhanden sind, und sondern sich um dieselben zu Zellen ab. So hat denn ohne Frage das Ei als vielzelliger Organismus im Vergleich zum einzelligen Ausgangsstadium seine Qualität schon allein durch den Prozeß der erbgleichen Teilung Schritt für Schritt verändert.

In einer zweiten Beziehung geschieht dies weiterhin dadurch, daß die entwicklungsfähige Substanz mit jeder Teilung eine größere Oberfläche gewinnt, durch welche sie mit der Umgebung in Verkehr tritt. Die sogenannte Hautschicht der ungeteilten Eizelle vergrößert sich fortwährend erheblich mit der Zwei-, der Vierteilung und so fort.

Drittens treten infolge der Zerlegung Spalten in der entwicklungsfähigen Substanz auf, die anfangs eine kompakte, zur Kugel geformte Masse darstellte. Die Spalten fließen allmählich nach innen zu einem größeren Hohlraum zusammen, der sich durch Absonderung von Flüssigkeit zur Keimblasenhöhle ausweitet.

Um alle diese Vorgänge zu verstehen, bedarf es nicht der Annahme besonderer im Keimplasma gelegener Determinanten, die durch erbungleiche Teilung in verschiedener Weise auf die Zellen verteilt werden. Selbst die Entstehung der Keimblase läßt sich aus den Beziehungen der Zellen des Eies zueinander und zur Außenwelt begreifen, wenn man erwägt, daß alle durch Teilung gebildeten Zellorganismen auf den Verkehr mit der Außenwelt behufs Stoffaufnahme und Stoffabgabe, dieser beiden notwendigen Kehrseiten des Lebens, angewiesen sind. Um schon allein den für sie so unentbehrlichen Sauerstoff zu beziehen, müssen die Zellen an die Oberfläche empordrängen und sich dadurch als Bausteine zur Wand einer Hohlkugel verbinden.

Bergmann und Leuckart haben bereits vor langer Zeit das allgemeine Gesetz aufgestellt, daß ein Zellenhaufen, sei er eine Kugel oder ein Kubus, sich nicht durch fortgesetzte Auflagerung neuer Zellenschichten an seiner Oberfläche vergrößern kann, da dann die zentrale Zellenmasse ihrer Lebensbedingungen beraubt würde. Es besteht eben ein durchgreifender fundamentaler Unterschied zwischen dem Wachstum eines Organismus und eines Kristallindividuums.

Ein Kristall kann in seiner Mutterlauge wachsen, indem er auf seiner Oberfläche immer neue Teilchen ansetzt, gemäß der seiner Substanz eigentümlichen Art, zu kristallisieren. Die einmal auskristallisierten

Digitized by Google

Teilchen beharren in ihrer Anordnung, auch wenn neue Schichten auf der Oberfläche sich abscheiden, und können so, wie beim Bergkristall, Jahrtausende bestehen bleiben, wenn sie nicht durch veränderte, äußere Eingriffe in ihrem Beharrungsvermögen gestört werden.

Die ein Lebewesen aufbauende Substanz aber kann in dieser Weise nicht wachsen. Sie nimmt Stoffe von außen auf, um sie, nicht wie der Kristall, an ihrer Oberfläche abzusetzen, sondern ihrem Innern (durch Intussuszeption) einzuverleiben. Sie kann auch nicht, ohne der Zerstörung zu verfallen, in dem einmal angenommenen Zustand beharren; denn sie muß Stoffe umsetzen, worin ja der Lebensprozeß zu einem wesentlichen Teil mitbesteht, und ist hierbei auf die stete Wechselwirkung mit der Außenwelt angewiesen. Daher kann sie beim Wachstum nur solche Formen annehmen, welche ihr gestatten, mit der Außenwelt beständig in Fühlung zu bleiben. *Fast jedes Wachstum von Zellenverbänden muß mit einer möglichst großen Oberflächenentwicklung verknüpft sein*, ein Satz, welcher von fundamentalster Bedeutung für das Verständnis pflanzlicher und tierischer Gestaltbildung ist.

Wie bei der Entwicklung der Keimblase, tritt uns die Bedeutung dieses Satzes auf den verschiedensten Stadien des Entwicklungsprozesses entgegen, wie in einem späteren Kapitel noch ausführlicher erörtert werden wird. *Die jeweilige Form erscheint so in mancher Hinsicht als eine Funktion des Wachstums der organischen Substanz; ihr Bestand ist an bestimmte Bedingungen gebunden, die wenn sie infolge fortschreitenden Wachstums sich verändern, bei der reaktionsfähigen Substanz zu einer zweckentsprechenden Veränderung der Form führen.*

Dafür, daß ebenso wie auf den ersten auch auf späteren Stadien der Entwicklung die Zellen, die schon in Organe gesondert sind, durch ihre Korrelationen zueinander die Gestaltungsprozesse beeinflussen, bietet ein lehrreiches Beispiel die Art und Weise, wie bei den Wirbeltieren dem Atembedürfnis des Embryos genügt wird. Während bei den Anamnia an den Kiemenspalten sich Kiemenblättchen als Atmungsorgane entwickeln, wird bei den Amnioten, weil ihre Körperoberfläche durch den Einschluß in mehrere Hüllen in ungünstige Lage zu der Sauerstoffquelle gebracht ist, das Atmungsbedürfnis durch einen günstiger gelegenen Abschnitt einer Eihülle (Allantois der Reptilien und Vögel, Placenta der Säugetiere) befriedigt. Die Folge davon ist, daß bei allen Amnioten, obwohl Kiemenspalten noch nach wie vor angelegt werden, doch die Entwicklung von Kiemenblättchen an ihren Wandungen ausnahmslos unterdrückt ist. Indem aber die in dieser Gegend ursprünglich lokalisierte Atmungsfunktion auf einen anderen Teil des Organismus übergegangen ist, hat sie zugleich auch die Gestaltbildung sehr wesentlich beeinflußt, teils durch den Ausfall der nutzlos gewordenen Kiemen, teils durch die anderen Prozesse, welche wieder mit diesem Ereignis kausal verknüpft sind, durch den nachfolgenden Verschluß der Kiemenspalten und durch die Umwandlung im Skelett und Muskelapparat, in den Gefäßen, Nerven, Drüsen der Halsgegend usw.

So zieht Veränderung eines Teiles auf vielen verschiedenen Wegen zahlreiche Veränderungen an anderen Teilen bald in einer für uns erkennbaren, bald noch verborgenen Weise auf jeder Stufe des Entwicklungsprozesses nach sich. Ein Faktor verändert viele andere Faktoren

Digitized by Google

durch seine Beziehungen zu ihnen, so daß schließlich eine kleine Ursache fast im ganzen Organismus Wandlungen größeren und geringeren Grades hervorbringen kann.

Die Ergebnisse unserer Betrachtungen lassen sich mithin in den Satz zusammenfassen: Durch die sich stetig verändernden Beziehungen, welche die sich vermehrenden Zellen der entwicklungsfähigen Substanz nach allgemeinen Gesetzen untereinander eingehen, und durch die gleichfalls veränderlichen Beziehungen dieser inneren zu den äußeren Faktoren werden auf jeder Stufe der Entwicklung neue Gestaltungen in einer sich immer mehr komplizierenden Mannigfaltigkeit hervorgerufen.

Die Mosaikeier.

Zu den im vorausgegangenen Abschnitt besprochenen Regulationseiern steht eine zweite Gruppe von Eiern, die man als Mosaikeier oder Eier mit determinativer Furchung bezeichnet hat, in einem oft sehr auffälligen und scharf ausgeprägten Gegensatz, der ihr Verhalten gegenüber experimentellen Eingriffen und dem sich anschließenden Entwicklungsverlauf betrifft. Ihre verschiedenartige theoretische Verwertung ist zwar die Ursache für interessante Kontroversen geworden, die viele Jahre hindurch geführt und bis zur Stunde noch zu keinem völligen Abschluß gebracht worden sind; indessen liegen bei tieferem Eindringen die Verhältnisse bei den Mosaikeiern nach unserer Auffassung doch so, daß sie sich mit den bisher entwickelten theoretischen Vorstellungen sehr wohl in Einklang bringen lassen.

In der zweiten Gruppe handelt es sich um Eier, bei denen man häufig schon vor der Befruchtung eine Reihe verschiedener und in ungleicher Weise im Eiraum verteilter Substanzen beobachten kann, pigmentierte und unpigmentierte Bezirke, Bezirke mit homogener und feinkörniger oder grobkörniger Beschaffenheit des Protoplasma, verschiedenartige Substanzen von Nahrungsdotter. Wie sich leicht feststellen läßt, üben diese Verhältnisse einen oft sehr deutlich hervortretenden Einfluß auf den Verlauf des Furchungsprozesses aus und verleihen ihm ein für die betreffende Tierart eigentümliches Gepräge; ferner werden die zuerst entstandenen Embryonalzellen nicht nur ungleich groß, sondern auch stofflich voneinander verschieden und lassen sich bei ausdauernder Beobachtung als Grundlage für dieses oder jenes später entstehende Organ erkennen. Ein Zusammenhang zwischen bestimmten Embryonalzellen allerfrühester Furchungsstadien und einzelnen embryonalen Organen ist besonders leicht in den Fällen nachweisbar, in denen, wie es bei den Mosaikeiern die Regel ist, die Embryonalentwicklung in ihren ersten Stufen sehr rasch durchlaufen wird. Häufig schlüpfen schon wenige Stunden nach der Befruchtung charakteristische Larven (Trochophora, Pilidium etc.) aus der Eihülle aus und führen schon, obwohl sie erst aus einer kleinen Zahl von Zellen bestehen, ein selbständiges Leben. Die Embryonalzellen beginnen daher teilweise schon verhältnismäßig sehr früh differenziert zu werden.

Zu dieser zweiten Gruppe gehören die Eier von Vertretern aus verschiedenen Tierstämmen und Tierklassen, die im System gewöhnlich eine tiefere Stellung einnehmen. Hier sind besonders die Ctenophoren unter den Cölenteraten, die Nematoden, die meisten Mollusken und Anneliden, einige Ascidien etc. namhaft zu machen.

Um zu zeigen, wie die an Mosaikeiern ausgeführten Experimente vielfach zu Ergebnissen führen, die auf den ersten Blick zu den früher

Digitized by Google

beschriebenen, in ähnlicher Weise ausgeführten Experimenten in einem Widerspruch zu stehen scheinen, will ich mich auf drei besonders sorgfältig untersuchte Beispiele beschränken, 1) auf das Ei der Ctenophoren, 2) der Molluskenart Dentalium, 3) einer Ascidie Cynthia.

Nach Experimenten, welche zuerst von CHUN, dann von DRIESCH und MORGAN und neuerdings wieder von FISCHEL angestellt worden sind, kann man das große, sehr dotterreiche Ei von Beroë ovata, nach der Zwei-, Vier- oder Achtteilung oder auf einem noch späteren Stadium in dieser oder jener Weise in 2 oder 4 Stücke zerlegen, welche sich unabhängig voneinander zu Larven weiterzüchten lassen.

FISCHEL, der letzte Untersucher des Ctenophoreneies, hat in der Weise experimentiert, daß die voneinander getrennten Teilstücke noch von der Dotterhaut gemeinsam eingeschlossen blieben. Er erhielt hierdurch den Vorteil, die von einem Ei abstammenden Larven miteinander vergleichen zu können. So sind in Fig. 441 in der Dotterhaut 4 kleine Larven eingeschlossen, die durch Zerlegung eines ziemlich weit entwickelten Eies, in welchem die Makromeren von den Mikromeren schon umwachsen waren, gezüchtet worden sind.

Wie in dem vorliegenden Beispiel, zeigen nun überhaupt die durch Teilung eines Beroëeies entwickelten Larven das Eigentümliche, daß am Anfang die Anzahl ihrer Rippen stets unter der Normalzahl „acht“ bleibt, welche für Ctenophoren typisch ist. Erst alle aus einem Ei gezüchteten Larven zusammen besitzen, wie besonders FISCHEL betont, 8 Rippen von Flimmerplättchen und ergänzen sich in dieser Beziehung. So hat von den vier Larven unserer Figur eine 3, zwei 2 und die kleinste nur eine Rippe entwickelt, was in Summa erst die ganze Rippenzahl einer aus einem ganzen Ei entstehenden, normalen Larve ergibt.

Man hat aus solchen Befunden den Schluß gezogen, daß jedes Teilstück des Ctenophoreneies infolge des Furchungsprozesses für eine besondere Aufgabe im weiteren Entwicklungsprozeß bereits determiniert sei und daher nach Abtrennung vom Ganzen nur noch einen bestimmten Teil erzeugen könne, daß es daher nicht mehr das volle Idioplasma besitze. Indem ich die Tatsachen an sich nicht in Zweifel ziehe, muß ich doch den aus ihnen gezogenen Schluß betreffs der Beschaffenheit des Idioplasma beanstanden, so daß sich die scheinbar abweichenden, eigenartigen Verhältnisse sehr wohl mit den beim Studium der Regulationseier erhaltenen Ergebnissen vereinbaren lassen. Drei Punkte sind hierbei zu berücksichtigen.

Erstens zeigt das sehr große, dotterreiche Ei von Beroë einen besonders gearteten Bau, indem große Deutoplasmakugeln, von feinen plasmatischen Scheidewänden getrennt, die zentrale Hauptmasse bilden, welche nur an der Oberfläche von einer dickeren Plasmarinde eingeschlossen ist. Bei der Trennung des zwei- oder vier- oder mehrgeteilten Eies erhält man daher Teilstücke, bei welchen die ganze Trennungsfläche außerordentlich arm an Protoplasma ist und dadurch in einem Gegensatz zur konvexen, ursprünglichen Oberfläche steht. Da außerdem das Deutoplasma auch noch fast das gleiche spezifische Gewicht wie das Meerwasser hat — denn die Eier schwimmen im Wasser — zeigt das Teilstück längere Zeit gar kein Bestreben, sich abzurunden, wie auch FISCHEL besonders hervorhebt. Von der ursprünglichen konvexen Oberfläche her wird allmählich das freiliegende Deutoplasma überwachsen und mit einer wahrscheinlich erst sehr dünnen Hautschicht überzogen. Die mangel-

Digitized by Google

hafte Ausbildung derselben und damit in letzter Instanz der plasmatische Bau des unbefruchteten Eies — vergleiche hierüber auch das in einem späteren Kapitel Gesagte — ist der Grund, daß das Teilstück nur auf seiner Oberfläche, welche der ursprünglichen Oberfläche des ganzen Eies entspricht, Rippen und daher nur in reduzierter Zahl entwickeln kann, trotzdem es vermöge der Natur seines im Kern gegebenen Idioplasma, wie das ganze befruchtete Ei, zur Bildung des normalen Ganzen an und für sich befähigt wäre. Es fehlt also in diesem Fall nicht die Anlage, die volle Rippenzahl zu bilden, sondern nur an gewissen, in der protoplasmatischen Eistruktur gelegenen Bedingungen, die zur Entwicklung der vollen Anlage noch notwendig sind.

Zu demselben Schluß führen zweitens auch sinnreich variierte Experimente von DRIESCH und MORGAN. Wie dieselben betonen, erhält man genau dieselben Defekte in der Anzahl der Flimmerrippen, wenn man an befruchteten Eiern von Beroë v o r d e r T e i l u n g größere Stücke des Eikörpers wegschneidet und so den sich entwickelnden, mit dem Kern versehenen Teil auf einer größeren Strecke seines Hautplasma beraubt. Schon durch diese P r o z e d u r v o r d e r T e i l u n g ist die B i l d u n g s m ö g l i c h k e i t v o n R i p p e n i n d e r G e g e n d d e s f r e i l i e g e n d e n D e u t o p l a s m a z u n ä c h s t v e r n i c h t e t w o r d e n. Mit Recht heben daher DRIESCH und MORGAN hervor, daß „die Defekte in der Rippenzahl an Larven lediglich auf protoplasmatischer Basis beruhen und in keinem Fall geeignet sind, die Lehre von der qualitativen Kernteilung zu stützen“. Denn „die defekten Larven, welche sie aus isolierten Blastomeren aufzogen, waren denen außerordentlich ähnlich oder sogar gleichgestellt, welche sich a u s u n g e f u r c h t e n E i e r n, d e n e n P l a s m a g e n o m m e n, a b e r d a s v o l l e K e r n m a t e r i a l b e l a s s e n w u r d e, e n t w i c k e l t e n“.

Fig. 441. Vier Larven a b c d, die aus einem Ei von Beroë ovata durch Zerlegung desselben in vier Stücke gezüchtet sind. Nach FISCHEL. *b* Eihülle; *z* Flimmerplättchen.

Drittens endlich bilden die aus Teilstücken des Eies gezüchteten Larven mehr Organe, als sie — die Richtigkeit der Spezifikation der Furchungszellen angenommen — bilden dürften. Denn jede erhält einen ganzen, in sich abgeschlossenen, normalen Magen (Fig. 441), und aus diesem entstehen häufig mehr Entodermtaschen, als sie dem Teilstück zukommen würden. Besonders aber ist hierbei im Auge zu behalten, daß die Magenanlage in ganz anderer Weise orientiert ist, als es bei einem aus dem ganzen Ei hervorgegangenen Magen der Fall ist. Die Magenanlage des Teilstückes entsteht nämlich nach der Darstellung von FISCHEL von der Trennungsfläche, zuweilen sogar von ihrer Mitte aus, und wächst von hier mit ihrem Grund der gewölbten ursprünglichen Oberfläche schräg entgegen, was schon eine andersartige Verwendung des Zellenmaterials als bei normaler Entwicklung bedingt. Ferner erhält jede der in Fig. 441 abgebildeten Larven auch ihr eigenes Zentralnervensystem.

Digitized by Google

Somit läßt sich das scheinbar abweichende Verhalten des Ctenophoreneies, zumal wenn man die Bemerkungen über die Organisation des Eies in dem XXV. Kapitel gebührend berücksichtigt, mit unserer Idioplasmatheorie in Einklang bringen.

Das Ei der Mollusken, welches ich zum zweiten Beispiel gewählt habe, ist besonders von CRAMPTON und WILSON zum Gegenstand erfolgreicher Experimente gemacht worden. Am Dentalium-Ei, dem Objekt von WILSON, kann man schon vor Beginn des Teilungsprozesses drei deutlich ausgeprägte Zonen (Fig. 442) unterscheiden, einen oberen, unter den Polzellen gelegenen, und einen unteren, hellen, scheibenförmigen Hof, die beide durch eine breite, pigmentierte Ringzone voneinander getrennt sind. Bei der Vorbereitung zu der ersten Teilung nimmt das Ei, wie bei den meisten Mollusken, die bekannte Kleeblattform an dadurch, daß sich die helle Substanz des unteren Hofes als Hügel vorwölbt und den sogenannten Dotter- oder Pollappen (polar lobe) bildet

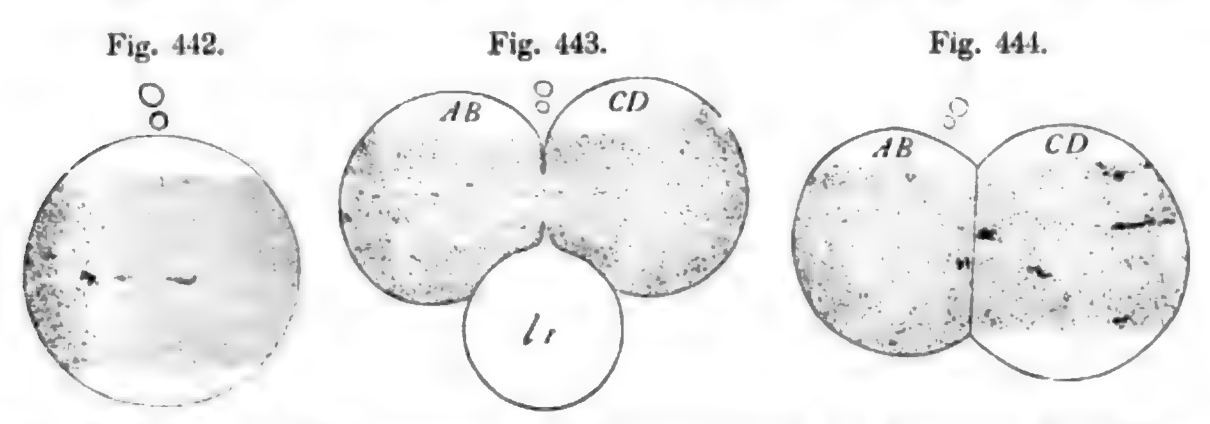


Fig. 442—444. **Die ersten Entwicklungsstadien des Eies von Dentalium.** Nach WILSON.

Fig. 442. Ei 1 Stunde nach der Befruchtung mit 2 Polzellen und dem oberen und unteren hellen scheibenförmigen Hof in seitlicher Ansicht.

Fig. 443. Ei während der ersten Teilung in die Zellen *AB* und *CD* und auf dem Stadium der Kleeblattfigur. Der Pollappen *l₁* bleibt bei der Durchschnürung mit der Zelle *CD* verbunden.

Fig. 444. Beendete Zweiteilung. Die Substanz des Pollappens hat sich wieder als helle Scheibe auf der unteren Fläche der Zelle *CD* ausgebreitet.

(Fig. 443). Während der Zweiteilung erhält eine der beiden Teilhälften allein den ganzen Pollappen, welcher in dem Ruhestadium seine Vorwölbung verliert, indem sich die helle Substanz wieder als Scheibe an der unteren Fläche der Embryonalzelle (Fig. 444 *CD*) ausbreitet. Derselbe Teilungsmodus wiederholt sich in entsprechender Weise beim zweiten und dritten Teilstadium. Jedesmal bildet die Embryonalzelle, welche die helle Substanz des unteren, scheibenförmigen Hofes der Fig. 444 zugeteilt erhalten hat, einen Pollappen aus, der dann nur auf eine der beiden Teilhälften übergeht. Auf dem vierten Stadium endlich wird der Pollappen durch die Teilung als eine besondere Zelle abgetrennt; sie wird wegen ihrer Beziehung zur Entwicklung späterer Organe als Somatoblast bezeichnet.

Auch bei den Mollusken lassen sich durch Eingriffe in der bekannten Weise die ersten Embryonalzellen voneinander trennen oder der Pollappen von der ihn besitzenden Zelle mit feinen Instrumenten entfernen, ohne daß dadurch die Entwicklung der operierten Tiere zum Stillstand gebracht wird. Mit Sicherheit konnte WILSON hierbei feststellen, daß

Digitized by Google

namentlich die Entfernung des Pollappens mit Konstanz bestimmte Organverluste herbeiführt. Die Zellen teilen sich zwar weiter und bilden eine Gastrula, aus dieser entwickeln sich aber nur Larven, die sich von normalen durch das Fehlen wichtiger Organe, wie der ganzen posttrochalen Region und des Apicalorgans unterscheiden. WILSON schließt hieraus, daß im Pollappen eine besondere Substanz enthalten ist, „indispensable for the formation of the posttrochal region and the apical organ". Einen Hauptbeweis für diese Ansicht sucht WILSON in dem übereinstimmenden Ergebnis, zu welchem die Isolierung und getrennte Weiterzucht der Embryonalzellen auf dem Stadium sowohl der ersten als der zweiten Teilung führt. Denn während die mit dem Pollappen ausgestatteten Embryonalzellen, mögen sie die Hälfte oder nur ein Viertel des ursprünglichen Eies sein, eine normale oder fast normale Zwerglarve von halber oder viertel Größe mit Apicalorgan und posttrochaler Region liefern, werden aus den anderen Embryonalzellen nur verstümmelte Trochophorae ohne diese beiden wichtigen Organe.

WILSON erblickt in dem Ergebnis seiner Experimente einen Beweis für die von SACHS herrührende Hypothese der organbildenden Stoffe, und da dieselben im reifen Ei im Inhalt auf verschiedene Stellen nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten verteilt sind, auch einen Beweis für das Prinzip „der organbildenden Keimbezirke" von HIS. Durch den Furchungsprozeß, der für die Eier der verschiedenen Tierarten charakteristische Unterschiede darbietet, läßt er die formativen Stoffe voneinander gesondert und auf bestimmte Embryonalzellen verteilt und diese hierdurch für bestimmte Aufgaben der weiteren Entwicklung determiniert werden, entsprechend der Eigenart der in ihnen eingeschlossenen, spezifischen, organbildenden Stoffe. Die Entwicklung erhält daher in der zweiten Gruppe der Eier das Gepräge einer Mosaikarbeit.

Was drittens das Ascidienei (Cynthia) anbetrifft, so hat CONKLIN sowohl durch genaues Studium der normalen Entwicklungsgeschichte als auch auf experimentellem Wege den Mosaikcharakter der Entwicklung noch mehr im einzelnen, als es bei anderen Studienobjekten gelungen war, nachzuweisen versucht. Er unterscheidet am befruchteten Cynthienei schon vor der ersten Teilung wenigstens fünf verschiedene Arten von organbildenden Substanzen, welche durch die Furchung auf einzelne Zellen isoliert werden. Diese vermögen daher später nur eine bestimmte Art von Organen und Geweben zu erzeugen. „The myeloplasm produces muscle-cells only; the chordaneuroplasm only chorda and neural plate cells; the chymoplasm only mesenchym; the endoplasm and ectoplasm only endoderm and ectoderm." Auf Grund der Mitteilungen von CONKLIN bezeichnen daher KORSCHELT und HEIDER die Furchung der Ascidien in ihrem Lehrbuch als ein „Musterbeispiel determinativer Entwicklung".

Wie erklären sich die verschiedenen Ergebnisse der Experimente, je nachdem sie an einem Regulations- oder an einem Mosaikei vorgenommen worden sind, und wie lassen sie sich mit unserer Idioplasmatheorie in Einklang bringen?

Zunächst ist die Bemerkung vorauszuschicken, daß der Gegensatz zwischen den beiden Gruppen kein so schroffer ist, wie es auf Grund der besprochenen Musterbeispiele erscheinen muß, da er durch Uebergänge vermittelt wird. So werden die Amphibieneier von einigen Forschern zu den Mosaikeiern, von anderen zu den Regulationseiern gerechnet. Das Ei der Nemertine Cerebratulus, welches einen determinierten, mosaik-

Digitized by Google

artigen Typus der Furchung kaum weniger deutlich als das Anneliden- und Molluskenei zeigt und zu einer der Trochophora in wichtigen Punkten ähnlichen Pilidiumlarve wird, liefert bei experimentellen Eingriffen ähnliche Ergebnisse wie ein Echinodermen- und Amphioxusei. Isolierte Stücke des Zwei- oder Vierzellenstadiums entwickeln sich gewöhnlich zu normalen Pilidien von halber oder Viertelgröße. Abgetrennte Bruchstücke aus jeder Gegend des reifen Eies, gleichgültig ob kernhaltig oder nicht, lassen sich durch Zusatz von Samen noch befruchten, teilen sich wie ein normales Ei und werden, wenn sie bei der Zerlegung nicht gar zu klein ausgefallen sind, zu normalen Zwergpilidien.

Ob ein Ei aus abgesprengten Bruchstücken oder dann, wenn es in einzelne Embryonalzellen während der ersten Furchungsstadien zerlegt wird, eine normale Zwerglarve oder eine Defektlarve hervorbringt, hängt von Eigentümlichkeiten der Eistruktur ab, welche in den einzelnen Abteilungen des Tierreiches eine sehr verschiedene ist und auf der Ansammlung und verschiedenartigen Ausbildung von Deutoplasma oder Nähr- und Reservestoffen beruht. Ob es richtig und zweckmäßig ist, diesen Materialien die Bedeutung von „organbildenden Substanzen“ beizulegen, soll erst später (Kapitel XXV) erörtert, wohl aber soll schon jetzt hervorgehoben werden, daß sie jedenfalls nicht die Bedeutung von Idioplasma haben, jener Substanz, die von Zelle vererbt, die Eigenart eines Organismus bestimmt.

Auf diese kurzen Bemerkungen will ich mich hier vorläufig beschränken, da ich auf die Frage der Eistruktur und der organbildenden Substanzen erst genauer im XXV. Kapitel eingehen werde.

Digitized by Google

DREIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

B. Die Korrelationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus.

Wenn schon bei Beginn des Furchungsprozesses die ersten Teilstücke des Eies, wie die Experimente gelehrt haben, je nach ihrer gegenseitigen Lage und Beziehung verschiedenerlei Wirkungen aufeinander ausüben, welche für die weitere Gestaltung des Entwicklungsprozesses ausschlaggebend sind, aber in ihren Folgen im voraus sehr schwierig zu beurteilen sind, um wie viel mehr muß diese Schwierigkeit zunehmen, wenn es sich darum handelt, die zahlreichen Korrelationen zu begreifen, welche auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus zwischen den Milliarden von Zellen stattfinden, welche in sehr kunstvoller Weise in zahlreichen Schichten angeordnet und in größeren und kleineren Gruppen zu Organen und Geweben gesondert sind!

Um in das unendlich verwickelte Getriebe einen einigermaßen orientierenden Einblick zu gewinnen, sei folgender Weg eingeschlagen. Zunächst soll an einigen besonders instruktiven Beispielen aus dem Pflanzen- und Tierreich gezeigt werden, wie die zahlreichen verschiedenen Teile eines Organismus in Abhängigkeit voneinander stehen und zu ihrer Erhaltung aufeinander angewiesen sind. Alsdann wollen wir versuchen, unser Thema in systematischer Weise zu zergliedern, indem wir die im Körper stattfindenden Korrelationen in Gruppen einteilen, in ähnlicher Weise, wie es mit den äußeren, auf den Organismus einwirkenden Faktoren geschah.

Beispiele leicht wahrnehmbarer, ausgebreiteter Korrelationen bei Pflanzen und bei Tieren.

Bei den Pflanzen läßt sich eine tief eingreifende Korrelation zwischen ihren oberirdischen und ihren unterirdischen Teilen leicht nachweisen. „Es stehen", wie Vöchting bemerkt, „an einem unter normalen Bedingungen und ungestört wachsenden Baume alle Organe untereinander in einem bestimmten Verhältnis. Einer gewissen Anzahl von Blättern entspricht eine bestimmte Summe von Zweigen und Aesten. Diese entspringen einem Stamm von proportionaler Dicke, und dieser ruht endlich auf einer Hauptwurzel, die einer proportionalen Zahl von Seitenwurzeln den Ursprung gibt. Zwischen allen diesen Teilen herrscht unter normalen Verhältnissen ein Gleichgewichtszustand. Ein Apfelbaum, der auf der Grenze zwischen bearbeitetem Gartenboden und Rasen steht, wächst auf der dem ersteren zugewandten Seite ungleich kräftiger als

Digitized by Google

auf der entgegengesetzten. Würde man einem Apfelbaum, der drei Hauptwurzeln und drei ihnen entsprechende Hauptäste besitzt, eine der Wurzeln amputieren, so würde der zugehörige Ast in der Entwicklung zurückbleiben, ohne jedoch zugrunde zu gehen." „Dieses Gleichgewichtsverhältnis ist verschieden, je nach der spezifischen Natur des Baumes; es ist ein anderes bei der Eiche, ein anderes bei der Buche; es ist verschieden bei differenten Varietäten derselben Art etc."

Durch das Experiment kann man die hier berührte Korrelation zwischen den ober- und unterirdischen Teilen einer Pflanze leicht über jeden Zweifel sicherstellen. Wir bedienen uns eines von SACHS angeführten Beispiels:

Läßt man eine Tabakpflanze, einen Ricinus oder eine Sonnenrose sich im freien Lande auf gutem Boden oder in einem Blumentopf entwickeln, der mit etwa 3 Liter bester Gartenerde gefüllt ist, so erhält man im Laufe von 100—120 Tagen zwei sehr verschieden aussehende Pflanzen. Im freien Lande ist ein zuweilen armdicker Stamm mit zahlreichen großen Blättern und einem üppigen Wurzelwerk entstanden; im Blumentopfe dagegen, auch wenn er unter den günstigsten Bedingungen im Freien steht und öfters mit guten Nährlösungen begossen wird, hat sich nur ein Stamm von Fingerdicke entwickelt und mit einer gesamten Blattfläche, welche kaum den fünften oder sechsten Teil der anderen Pflanze beträgt; dort ist also eine große und kräftige, hier eine kleine und schwächliche Pflanze trotz guter Ernährung entstanden.

Der wesentliche Grund für den Unterschied in der Entwicklung ist einzig und allein in dem Umstand zu suchen, daß in dem beschränkten Raum des Blumentopfes das Wurzelwerk des Pflänzchens sich nicht in der Mächtigkeit und unter so günstigen Bedingungen wie im freien Lande hat ausbilden können. Infolge des mangelhaften Wurzelwachstums aber ist das Wachstum der Blätter wieder gehemmt worden, da sie weniger Nahrung aus dem Boden (Wasser und Salze) zugeführt erhalten. Die kleineren Blätter aber assimilieren nun auch ihrerseits weniger, was wieder auf die Holzbildung im Stamm zurückwirkt. So tritt uns in dem noch relativ einfachen Beispiel eine Anzahl von korrelativen Veränderungen als eine zusammenhängende Kette von Ursachen und Wirkungen entgegen.

Aehnliche Korrelationen des Wachstums kann man bei den Pflanzen leicht in der verschiedensten Weise durch äußere Eingriffe hervorrufen. Wie bekannt, wachsen die Fichten an ihrem oberen Ende in vertikaler Richtung vermittels des Gipfeltriebes in die Länge und erzeugen unter ihm sich in horizontaler Richtung ausbreitende Seitensprosse, welche zu 4—5 in einem Quirl zusammengeordnet sind. Wenn nun der Gipfeltrieb einer Fichte abgeschnitten oder durch irgendeinen anderen Umstand zerstört wird, so müßte man erwarten, daß das Längenwachstum mit der Entfernung des ihm dienenden Organes aufhören würde. Anstatt dessen wird durch korrelatives Wachstum die Verstümmelung nach einiger Zeit ausgeglichen. Einer der ursprünglich in horizontaler Richtung wachsenden Seitenäste nämlich beginnt jetzt allmählich sich aufzurichten und seine dorsoventrale Beschaffenheit zu verlieren; er wird orthotrop, tritt schließlich ganz in die Stelle des Gipfelsprosses ein, wächst wie dieser in vertikaler Richtung weiter und erzeugt wie dieser jetzt Quirle von sich horizontal ausbreitenden Seitensprossen.

Das korrelative Wachstum, das zwischen den verschiedenen Organen einer Pflanze besteht, gibt dem Gärtner Gelegenheit zu mannigfachen

Digitized by Google

zweckmäßigen Eingriffen, durch die er viele Pflanzen wie eine plastische Masse seinen Zwecken entsprechend formt. Da unentwickelte Knospen noch indifferente Gebilde sind, deren weiteres Wachstum durch ihre Stellung an der ganzen Pflanze durch Korrelation bestimmt wird, kann er sie durch Beschneiden, durch Krümmen, durch Horizontalbinden der Zweige etc. bestimmen, daß sie entweder zu einem längeren oder kürzeren Laub- oder zu einem Blütenzweig auswachsen. „Um z. B. bei Prunus spinosa einen Langsproß an Stelle eines Dorns entstehen zu lassen, braucht man nur im Frühjahr einen im Wachstum begriffenen Langtrieb auf geeigneter Höhe zu durchschneiden. Aus den unter dem Schnitt gelegenen Knospen entwickeln sich nur Langsprosse, welche dem mütterlichen Träger gleichen und dessen unterbrochenes Wachstum fortsetzen, während sie sich an der unverletzten Achse zu Dornen umgebildet haben würden. Wir verwandeln somit die Anlage eines Dornes in die eines langen Laubsprosses" (Vöchting).

In allen derartigen Fällen korrelativen Wachstums scheint es, um uns eines Ausspruches von Nägeli zu bedienen, als ob das Idioplasma genau wüßte, was in den übrigen Teilen der Pflanze vorgeht und was es tun muß, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wiederherzustellen (Morphästhesie von Noll).

Bei den viel weiter und höher differenzierten Tieren herrscht eine noch viel größere Harmonie und gegenseitige Abhängigkeit zwischen einzelnen Organen und Geweben, so daß Veränderung in dem einen Teil allmählich auch eine Masse weiterer Veränderungen in vielen anderen Teilen unfehlbar zur Folge hat. Auch hierfür zwei Beispiele.

Zur Fortbewegung in der Luft sind viel stärkere motorische Kräfte erforderlich als zur Fortbewegung auf dem Lande oder in dem Wasser. Bei den Vögeln sind daher die zum Flügelschlag hauptsächlich gebrauchten Muskeln, nämlich die großen M. pectorales, zu so gewaltigen Massen wie sonst bei keinem anderen Wirbeltier entwickelt. Besonders mächtig aber sind sie bei den besten Fliegern, unter denen die kleinen, pfeilschnell durch die Luft schießenden Kolibris in erster Reihe stehen. Den Gegensatz zu ihnen bilden die Laufvögel, von denen die Strauße ihre vorderen Extremitäten überhaupt nicht mehr zum Flug benutzen können und daher auch nur schwach entwickelte Brustmuskeln besitzen.

In allen Fällen nun, in denen durch Anpassung an das Fliegen die Brustmuskulatur stark ausgebildet ist, hat sie an einer großen Reihe anderer Organsysteme entsprechende korrelative Abänderungen nach sich gezogen. Zu großen Muskelmassen gehört ein entsprechend großes Ursprungsgebiet am Skelett. Infolgedessen sehen wir bei allen Flugvögeln das Brustbein, damit es den zahlreicher gewordenen Fasern des Musc. pectoralis eine genügende Ursprungsfläche darbietet, mit einer großen Crista sterni ausgerüstet; diese gewinnt wieder die größten Dimensionen bei den besten Fliegern mit den stärksten Musc. pectorales. So ist bei den kleinen Kolibris (Fig. 445) der Brustbeinkamm von einer ganz überraschenden Höhe, indem er noch um ein beträchtliches den sterno-vertebralen Durchmesser des Brustkorbes übertrifft. Im Gegensatz dazu fehlt eine Crista sterni ganz bei den Straußen mit ihrer verkümmerten Brustmuskulatur.

Zu der offenkundigen Korrelation zwischen Muskel- und Knochensystem gesellen sich noch zahlreiche andere. Da jede Muskelfaser von

Digitized by Google

einer Nervenfaser innerviert wird, erfahren die Nervi pectorales bei den Flugvögeln eine entsprechende Zunahme durch korrelatives Wachstum. Wahrscheinlich sind hiermit wieder Veränderungen an den Ursprungsstellen der Nerven im Rückenmark verknüpft, da die motorischen Nervenfasern als Achsenzylinderfortsätze aus motorischen Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen; vielleicht reichen sogar die korrelativen Veränderungen bis in die Hirnrinde hinein, wo die Pyramidenbahnen ihre zentralen Ursprünge haben.

Wie das Nervensystem wird auch das Blutgefäßsystem verändert, indem das Kaliber der die Brustmuskeln ernährenden Arteriae thoracicae in entsprechender Weise zunimmt. Mit der Vergrößerung des Durchmessers muß sich die Gefäßwand verdicken und sich in ihren Schichten der stärkeren Beanspruchung gemäß histologisch verändern; sie muß eine dickere Intima, mehr elastisches Gewebe und zahlreichere glatte Muskelzellen erhalten. Und wenn wir das korrelative Wachstum noch mehr in seinen Einzelheiten verfolgen wollen, so müssen wir weiter hinzufügen, daß mit der neu entstandenen und vergrößerten Crista sterni, dem stärker gewordenen Nerv etc. ebenfalls veränderte Verhältnisse in der Verteilung der Blutgefäße zusammenhängen.

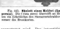


Fig. 445. **Skelett eines Kolibri (Lampornis).** Die Crista sterni übertrifft an Höhe um ein Erhebliches den Sternovertebraldurchmesser des Brustkorbes.

Korrelative Veränderungen geht ferner auch das mit allen genannten Organen in Verbindung stehende faserige Bindegewebe ein. Der stärker gewordene Musculus pectoralis schafft sich eine entsprechend starke Ansatzsehne am Oberarmknochen, welcher selbst infolgedessen mit einer ansehnlichen Tuberositas an der Ansatzstelle ausgestattet wird. Das interstitielle Bindegewebe zwischen den Muskelfasern nimmt zu. Der dickere Nervenstamm erhält ein entsprechendes Perineurium.

In dieser Weise hat die durch Anpassung an den Flug hervorgerufene Vergrößerung der Brustmuskeln mit Notwendigkeit eine sehr große Anzahl Veränderungen, die auf korrelativem Wachstum beruhen, an Organen und vielen Geweben zu ihrer Folge gehabt. Hierbei sehen wir noch von zahllosen anderen Prozessen im Körper (an Lunge, Herz etc. etc.) ganz ab.

Während in dem angeführten Beispiel die zusammengehörigen korrelativen Veränderungen sich in ihrem ursächlichen Zusammenhang ziemlich klar überschauen lassen, fehlt uns in anderen Fällen, wie wir noch sehen werden, zurzeit noch die tiefere Einsicht.

Digitized by Google

Einteilung der Korrelationen in einzelne Gruppen.

Zum richtigen Verständnis der Korrelationen muß man in Betracht ziehen, daß innerhalb eines Organismus, wie auf p. 518 auseinandergesetzt wurde, sich jeder Teil zum anderen als Außenwelt verhält. Daher sind für die Beurteilung ihrer gegenseitigen Beziehungen dieselben Gesichtspunkte maßgebend, wie für die Beziehungen zwischen Organismus und Außenwelt. Wie diese auf den Organismus mit unzähligen, mannigfaltigen Reizen einwirkt, die wir als mechanische, chemische, thermische, elektrische etc. unterschieden haben, so ist im Organismus ein Teil als eine Reizquelle für andere Teile in genau der gleichen Weise anzusehen.

Hierbei sind es nicht bloß die Nerven, welche Reize übertragen. Reize können vielmehr noch auf manchen anderen Wegen übermittelt werden. Zellen, welche besondere Stoffe in die Säfte des Körpers abscheiden, liefern ebenso viele chemische Reize, welche an den verschiedensten, oft vom Entstehungsort weit abgelegenen Stellen ihre Wirkungen auf andere reizempfängliche Zellen ausüben können. Denn durch Lymphe und Blut werden die als Reiz wirkenden Substanzen bald hier, bald dorthin fortgeleitet. Von Starling sind sie zur Unterscheidung von den zur Ernährung dienenden Stoffen der zirkulierenden Säfte mit dem besonderen Namen Hormone (von ὁρμάω, ich reize) gekennzeichnet worden. Sie sind gewissermaßen „Träger chemischer Fernwirkungen oder chemische Boten, die in spezifischer Weise auf bestimmte Zellen oder Organe wirken". Ebenso wird beim Lebensprozeß der Zellen Wärme produziert, die ebenfalls, indem sie zunächst die Bluttemperatur bestimmt, an einzelnen Stellen des Körpers als Reiz zu besonderen Wirkungen führen kann. An mechanischen Reizen zwischen den Geweben und Organen des Körpers fehlt es gleichfalls nicht. Wie die Zellen, üben die wachsenden Gewebe und Organe einen Druck aufeinander aus und bestimmen sich dadurch in ihrer äußeren Form. Muskeln wirken durch Zug und Dehnung auf manche Teile des Körpers, besonders aber auf das faserige Bindegewebe ein, das sie dementsprechend formen. Die Wandungen von Hohlräumen können durch wechselnde Füllung bald übermäßig ausgedehnt, bald erschlafft und dadurch in sehr verschiedene Spannungszustände versetzt werden.

Je nach den in Frage kommenden Reizen können wir daher auch die Korrelationen des Körpers in Gruppen einteilen, in Korrelationen, welche durch chemische, oder durch mechanische, oder durch Nervenreize etc. vermittelt werden. Dazu kommen noch Wachstumsprozesse, die in einer uns ebenfalls noch unverständlichen Weise vom ganzen Organismus aus beeinflußt werden. Hierher gehören vor allen Dingen die Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose.

1. Chemische Korrelationen.

a) Chemisch-physikalischer Prozeß der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe.

Die Zellen des Körpers produzieren bei ihrer Tätigkeit Kohlensäure und absorbieren Sauerstoff. Sie veranlassen dadurch Diffusionsströme, die an verschiedenen Orten stattfinden, einmal zwischen den Zellen und den sie umspülenden Gewebssäften (Lymphe und Blut) und zweitens zwischen dem Blut und dem Medium, in welchem der betreffende Organismus lebt. Durch die Diffusionsströme wird ein Ausgleich in der Gas-

Digitized by Google

spannung an den verschiedenen Orten, schließlich zwischen dem Organismus und seiner Umgebung herbeigeführt. Bei niederen Tieren findet der Ausgleich an der ganzen Körperoberfläche statt, bei höheren Tieren dagegen, bei welchen ihre Oberhaut infolge anderer Einwirkungen die hierfür geeignete Beschaffenheit verloren hat, wird er mehr und mehr auf bestimmte Stellen beschränkt, die je nach ihrem Bau als Kiemen, Lungen, Tracheen bezeichnet werden.

Nun muß, wie eine einfache Ueberlegung lehrt, ein jeder Organismus ein bestimmtes Atembedürfnis besitzen, dessen Größe von der Zahl der Zellen und der Lebhaftigkeit ihres Lebensprozesses abhängt. Soll es nicht zu einer Kohlensäureaufspeicherung im Körper und zu einem Sauerstoffmangel kommen, so muß die Funktion der Respirationsorgane genau diesem Bedürfnis angepaßt sein. Für jeden Organismus muß daher die respirierende Oberfläche entweder der Kiemen oder der Lungen oder der Tracheen eine genau entsprechende Größe besitzen, damit der Gasaustausch in entsprechender Weise stattfinden kann. Die Atmungsorgane müssen daher so lange wachsen und ihre Oberfläche vergrößern, sei es durch Zottenbildung, wie bei den Kiemen und der Placenta, oder durch Alveolenbildung, wie bei den Lungen, bis der notwendige Ausgleich eingetreten ist.

Wodurch wird dieses Wachstum des einzelnen Teiles in Korrelation zum Bedürfnis des Ganzen reguliert? Der Gedanke von Herbert Spencer, daß es der Diffusionsstrom des Stauerstoffes und der Kohlensäure oder die Höhe der Gasspannung ist, welche auf die zur Atmung dienenden Körperstellen als Wachstumsreiz wirkt, scheint mir den Weg zu einer naturgemäßen Erklärung anzuzeigen. Die respirierende Oberfläche wächst so lange, bis die Gasspannung zwischen dem Körper und dem umgebenden Medium auf einen bestimmten Grenzwert herabgesetzt ist.

In dieser Weise erklären sich wohl die Beobachtungen, die Schreibers an Proteus anguineus angestellt hat, einem Amphibium, das sowohl durch Kiemen als durch Lungen atmet. Schreibers hat beim Proteus bald die Kiemen, bald die Lungen zu mächtiger Entwicklung als Hauptatmungsorgane gebracht, je nach den Bedingungen, unter denen er die Tiere züchtete. Wurden die Tiere gezwungen, in tieferem Wasser zu leben, so entwickelten sich die Kiemen bis zum Dreifachen ihrer gewöhnlichen Größe, während die Lungen zum Teil atrophierten. Bei einem Aufenthalt in seichterem Wasser dagegen wurden die Lungen größer und gefäßreicher, weil jetzt die Tiere häufiger an die Oberfläche kamen und Luft einatmeten. Da durch die Lungen dem Atembedürfnis unter diesen Lebensverhältnissen besser genügt wurde, verschwanden die Kiemen mehr oder weniger vollständig.

Was für den chemisch-physikalischen Prozeß der Atmung, das gilt in gleicher Weise für andere derartige Prozesse, die sich in unserem Körper abspielen. Ein wertvolles Beobachtungsmaterial hierüber haben uns die pathologischen Anatomen und Kliniker durch starke Aderlässe, durch Exstirpation einer Niere, oder eines Teiles der Leber oder der Schilddrüse oder des Pankreas geliefert.

b) Blutbildung.

In das Kapitel der chemischen Korrelationen sind auch die interessanten Veränderungen zu rechnen, mit denen uns Neumann, Bizzozero

und viele andere bei ihren grundlegenden Untersuchungen über die Blutbildung bekannt gemacht haben.

Wer prüfen will, in welcher Weise und an welchen Stellen des Körpers ein Ersatz für die roten Blutkörperchen stattfindet, die im Kreislauf ihre Rolle ausgespielt haben und zerfallen, kommt am leichtesten zum Ziel, wenn er auf experimentellem Wege den Prozeß der Bluterneuerung zu einem besonders lebhaften zu machen imstande ist. Man kann dies durch zwei Methoden erreichen, durch welche die Beschaffenheit des Blutes verändert und namentlich das normale Mengenverhältnis der roten Blutkörperchen stark verändert wird. Die eine Methode besteht in starken Aderlässen, die man mehrmals in Pausen von 2—3 Tagen an den Versuchstieren vornimmt. Bei der zweiten Methode injiziert man in die Gefäße chemische Stoffe, welche das Hämoglobin der Blutkügelchen auflösen (wie Toluydendiamin, Jodcyan, Acetylphenylhydrazin).

In beiden Fällen wird die Qualität des Blutes in erheblicher Weise verändert; die geformten Bestandteile werden stark vermindert; auch das Blutplasma erhält eine andere Zusammensetzung, indem nach Aderlässen z. B. sein Quantum durch Aufsaugung von Gewebesäften bald wieder zunimmt. Die veränderte Blutqualität aber wirkt als Reiz für eine Reihe von formativen Prozessen, durch welche die normale Beschaffenheit des Blutes allmählich wiederhergestellt wird.

Für den Mikroskopiker am leichtesten nachweisbar sind die Vorgänge, welche zu einer raschen Vermehrung der roten Blutkörperchen führen und welche sich bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren besonders im roten Knochenmark nach der Entdeckung von Neumann und Bizzozero abspielen. Nach wiederholten, ausgiebigen Aderlässen, desgleichen nach Anwendung der oben genannten chemischen Stoffe verändert das Knochenmark in typischer Weise seine makroskopischen Eigentümlichkeiten und seinen histologischen Bau. Es gewinnt eine dunkelrotere Färbung infolge eines größeren Blutreichtums und sticht infolge seiner Hyperämie gegenüber der hochgradigen Anämie aller übrigen Organe in auffälliger Weise ab. (Bei Vögeln nimmt es nach starken Aderlässen häufig eine graue Farbe an.) Es wird weicher und sulziger. Denn die Venenkapillaren haben sich stark erweitert, während das Zwischengewebe reduziert wird. Die Fettzellen in ihm werden kleiner und atrophieren. Besonders aber wandelt sich das Gefäßnetz im Mark zu einem Bildungsherd für zahlreiche, neue, rote Blutkörperchen um; es wird daher von Bizzozero als „ein wahres endovaskuläres Organ der Blutregeneration" bezeichnet. Man findet nämlich in den erweiterten Venenkapillaren auffallend viele Jugendzustände roter Blutkörperchen, die Erythroblasten (Bizzozero) oder Hämatoblasten. Es sind dies Blutkörperchen, die an Größe hinter den normalen etwas zurückstehen und einen kugelrunden Kern besitzen, wodurch sie sich besonders bei Säugetieren sofort unterscheiden lassen. In ihrem Stroma ist ferner nur sehr wenig Hämoglobin enthalten, so daß sie sich nur durch geringe Gelbfärbung von Leukocyten unterscheiden. Die Erythroblasten zeichnen sich wie die embryonalen Blutkörperchen durch die Fähigkeit aus, sich durch Teilung zu vermehren. Namentlich 10—15 Stunden nach dem letzten Aderlaß findet man in sehr vielen von ihnen Kernteilungsfiguren und Teilungsstadien.

Erythroblasten kommen zwar zu allen Zeiten im roten Knochenmark vor; ihre Zahl ist aber eine viel geringere. Wie zahlreiche

Forscher, Bizzozero, Neumann, Korn, Denys, Eliasberg, Freiberg, Foà u. a. in übereinstimmender Weise angeben, wird durch Aderlässe und durch die andern oben erwähnten Eingriffe die Zahl und Vermehrung der Erythroblasten ungemein gesteigert. Im Gegensatz dazu tritt eine starke Abnahme bei hungernden oder sehr abgemagerten oder kranken Tieren ein, so daß Erythroblasten im Knochenmark kaum oder überhaupt gar nicht mehr nachzuweisen sind.

Abgesehen vom Knochenmark ist eine Neubildung roter Blutkörperchen infolge der oben erwähnten Eingriffe auch noch in der Milz von einzelnen Forschern beobachtet worden. Bizzozero findet in ihr viele Teilungsfiguren von Erythroblasten bei den geschwänzten Amphibien, deren Knochenmark keine Bedeutung für die Blutregeneration im Gegensatz zum Frosch besitzen soll. Nach Eliasberg treten bei den Säugetieren (Hund) kernhaltige Blutkörperchen und Teilungsstadien von ihnen außer im Knochenmark auch noch in der Milz auf, und zwar hauptsächlich in den intravaskulären Pulpasträngen.

Das allgemeine Ergebnis der mitgeteilten Experimente können wir in den einen Satz zusammenfassen: „Durch Korrelationen unbekannter Art wirkt die veränderte Beschaffenheit des Blutes als Reiz auf die blutbildenden Organe ein und regt sie zu vermehrter Tätigkeit an, bis der normale Zustand und dadurch das gestörte Gleichgewicht im Körper wiederhergestellt ist.

c) Harnbildung. Niere.

Entfernung einer Niere hat regelmäßig eine Arbeitshypertrophie der anderen Niere zur Folge. Diese hat zuweilen nach längerer Zeit so sehr an Größe zugenommen, daß sie das Gewicht von zwei Nieren besitzt. An der Vergrößerung ist weniger die Marksubstanz als hauptsächlich die Rinde beteiligt; „die gewundenen Kanälchen werden breiter, die Epithelien umfänglicher, auch die Gefäßknäuel hypertrophieren“. Man findet eine Zeitlang vom 4. Tage nach der Exstirpation bis in die 4. Woche zahlreichere Kernteilungsfiguren in den Tubuli contorti.

Die das Wachstum verursachenden Momente sind ähnlicher Art wie bei den Kiemen und den Lungen. Bald nach Entfernung der einen Niere tritt an die andere eine erheblich gesteigerte Aufgabe heran, die Entfernung der doppelten Menge der im Blut sich ansammelnden „harnfähigen Substanzen“. Ihre Menge hat ja gegen früher keine Verringerung erfahren, da sie von den Lebensprozessen in allen Organen und Geweben des Körpers abhängt. Die eine Niere wird daher jetzt viel stärker in Anspruch genommen.

Unter außergewöhnlichen Umständen kann fast jedes Organ des Körpers mehr leisten, als seine normale Leistung beträgt; es besitzt, wie man sich ausdrückt, noch eine über seine gewöhnliche Arbeit hinausgehende Reservekraft, die nun noch ausgenutzt wird. So kommt es, daß schon 24 Stunden nach einer Nierenexstirpation täglich die gleiche Harnmenge mit demselben Gehalt an festen Substanzen ausgeschieden wird wie vorher. Durch die Glomeruli muß daher eine größere Menge Harnwasser und durch die Epithelien der Tubuli contorti die doppelte Quantität von Harnstoff usw. hindurchgehen.

In den so veränderten chemisch-physikalischen Verhältnissen haben wir auch hier wieder die Reize zu suchen,

Digitized by Google

welche die Nierenhypertrophie veranlassen. „Es liegt hier“, wie schon Ziegler hervorgehoben hat, „ein Fall vor, in welchem eine Zellulation direkt durch die Anwesenheit chemischer Substanzen, welche die Zellen zu erhöhter Tätigkeit anregen, bewirkt wird“. Das korrelative Nierenwachstum wird so lange andauern, bis wieder ein Ausgleich ein- eingetreten ist, d. h. bis die harnsezernierende Oberfläche ohne erhebliche Beanspruchung der Reservekraft wieder der vom Gesamtkörper gebildeten Menge harnfähiger Substanz angepaßt ist.

d) Die Leber.

Nicht minder instruktiv sind die von Ponfick und v. Podwyssozki ausgeführten Leberexstirpationen. Ponfick hat unter Einhaltung einer zweckentsprechenden Operationsmethode ein Viertel, die Hälfte, ja sogar drei Viertel von der Leber zahlreicher Kaninchen weggenommen, ohne schwere, das Leben bedrohende Störungen hervorzurufen. Der Leberrest scheidet nach der Operation Galle weiter ab, was sich an der Färbung der Faeces zu erkennen gibt, und beginnt bald in ein außerordentlich lebhaftes Wachstum einzutreten. Schon nach wenigen Tagen sind die zurückgebliebenen Lappen unverkennbar vergrößert, wobei ihr Parenchym sehr weich wird; nach 11 Wochen war in einem Fall ein voller Wiederersatz des entfernten Leberteiles eingetreten. Man kann sogar die Wucherungsprozesse in der Leber über einen größeren Zeitraum unterhalten, wenn man einige Zeit nach der ersten noch eine zweite und nach dieser noch eine dritte Exstirpation vornimmt. Daher bemerkt Ponfick:

„Bei einer Versuchsanordnung, welche das kaum Neugebildete immer wieder auszurotten trachtet, betätigt sich der Wachstumstrieb mit solcher Sicherheit und Raschheit, daß das Streben, den Ausfall zu einem dauernden zu gestalten, fort und fort wieder vereitelt wird. Immer von neuem ist er fähig, den zugefügten Verlust wett zu machen.“

In einzelnen Experimenten hat sich der Leberrest auf mehr als das Dreifache des ursprünglichen Umfanges vergrößert. Das Wachstum geht teils von den Leberzellen, teils von den Epithelzellen der Gallenkanälchen aus, welche Stränge bilden und sich weiterhin in Balken von Leberzellen umwandeln. Während man in dem normalen Zustande niemals Kernteilungsfiguren in den Leberzellen findet, treten solche besonders am 2. und 3. Tage nach der Exstirpation sehr zahlreich auf. Infolgedessen vergrößern sich auch die Leberacini über ihr normales Maß hinaus.

Die Erklärung auch für diese außerordentlichen Wachstumsvorgänge wird in derselben Richtung wie für die Lunge und die Niere zu suchen sein. Auch der Leber werden durch das von Darm und Milz kommende Pfortaderblut bestimmte chemische Stoffe zugeführt, welche in ihr zu Glykogen und Gallenbestandteilen in spezifischer Weise verarbeitet werden. Daher wird nach der Exstirpation eines Teiles der Leber der Rest eine größere Menge spezifischen, zur Verarbeitung bestimmten Materials zu bewältigen haben. Die Leberzellen werden hierdurch zu gesteigerter Tätigkeit und zur Vermehrung so lange gereizt werden, bis wieder ein Ausgleich herbeigeführt ist.

e) Die Schilddrüse.

Die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts haben uns als ein wichtiges Stoffwechselorgan die Schilddrüse kennen gelehrt. Das aus

Follikeln ohne Ausführungsgang zusammengesetzte Drüsengewebe nimmt aus dem es so reichlich durchströmenden Blut einzelne Bestandteile auf, die es verändert und im Innern der Drüsenbläschen abscheidet. Durch die wichtige Entdeckung BAUMANNS wissen wir jetzt, daß in den Follikelzellen der Schilddrüse ein eigentümlicher Eiweißkörper gebildet wird, der sich durch einen hohen Gehalt an Jod auszeichnet und daher von ihm den Namen Thyreojodin (Thyreoglobulin) erhalten hat. Durch Fütterungsversuche ist ferner nachgewiesen worden, daß der Jodgehalt der Schilddrüse je nach der Ernährungsweise des Tieres steigen und abnehmen kann; so wächst er z. B. bei Fütterung der Hunde mit Seefischen, bei Genuß von Jodkalium, besonders aber bei Gaben von Schilddrüsenextrakt oder Thyreojodin. Die Schilddrüse ist also ein Organ, das die Eigenschaft hat, kleinste im Blut zirkulierende Mengen von Jod an sich zu ziehen, an einen Eiweißkörper zu binden und in dieser Form in sich aufzuspeichern.

Indessen ist mit der Absonderung eines Stoffes aus dem Blut und mit seiner Aufspeicherung in den Follikeln die Wirksamkeit der Schilddrüse noch nicht erschöpft. Die in der Schilddrüse neugebildeten und aufgespeicherten Stoffe, wie unter anderem das Thyreoglobulin, geraten selbst wieder in den Stoffwechsel hinein, wahrscheinlich durch Vermittelung des Lymphstromes. Denn wie KING nachwies und HORSLEY (1891) u. a. bestätigten, genügt schon ein leichter Druck auf die Drüsenlappen, den Inhalt der Drüsenfollikel in die peripheren Lymphbahnen zu treiben. Demnach bildet die Schilddrüse ein Beispiel für ein Organ mit innerer Sekretion im Sinne von BROWN-SEQUARD.

Durch die Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Blutes kann nun aber die Schilddrüse, wie jedes Stoffwechselorgan, korrelative Prozesse im ganzen Körper hervorrufen, wie uns zahlreiche Experimente und Krankengeschichten gelehrt haben.

Das fast ausschließlich angewandte Verfahren, um in die Funktion der Schilddrüse einen Einblick zu gewinnen, ist die operative Entfernung der Schilddrüse oder die Thyreoidektomie. In sinnreicher Weise ist dieselbe von EISELSBERG noch mit einer Transplantation der Schilddrüse in die Bauchwand kombiniert worden. Ihr Erfolg fällt, wie es von den meisten Experimentatoren dargestellt wird, verschieden aus, je nachdem es sich um eine totale oder eine partielle Entfernung des Organs handelt, und je nachdem man die Operation im jugendlichen oder im vorgerückten Alter ausgeführt hat.

Besonders eingreifend wird die Exstirpation, wenn man außer der Hauptschilddrüse noch alle sogenannten Nebenschilddrüsen (Glandulae parathyreoideae, Epithelkörperchen) entfernt. Diese liegen bei manchen Säugetieren (Hunden) der Hauptdrüse unmittelbar dicht an, so daß sie für gewöhnlich absichtlich oder unabsichtlich mit ihr zugleich entfernt werden; bei anderen dagegen liegen sie am Hals von ihr getrennt und mehr oder minder weit entfernt (Kaninchen), so daß der Operateur auf ihre Entfernung besonders achten muß. Die totale Exstirpation in diesem Sinne ist, wenn sie bei jungen Tieren ausgeführt wird, stets eine absolut tödliche Operation, die in wenigen Tagen das Ende herbeiführt. Es erfolgt unter schweren Störungen im Bereich des Nervensystems, unter allgemeinen Krämpfen und Konvulsionen, wobei die tetanischen Erscheinungen jetzt auf die Entfernung der Epithelkörperchen zurückgeführt werden.

Dagegen hat die Entfernung der Schilddrüse allein bis auf geringfügige Reste, besonders wenn sie im jugendlichen Alter vorgenommen wird, eine eigentümliche und schwere chronische Erkrankung, die Cachexia thyreopriva zur Folge. In den ersten Wochen nach dem Eingriff scheinen die Tiere sich vollständig normal zu verhalten und ganz gesund zu sein. Allmählich aber beginnen sie matt und schläferig zu werden; sie magern ab, wobei ihr Leib aufgetrieben wird, sie bleiben im Wachstum gegen andere gleichalterige Tiere erheblich zurück. Ihre Haut wird trocken und mit Schuppen und Borken bedeckt; ihre Haare beginnen teilweise auszufallen.

Fig. 446. **Einfluß der Schilddrüse auf das Wachstum.** Rechts: 4 Monate alte Ziege, welcher am 21. Lebenstage die Schilddrüse total entfernt wurde. Links: Kontrolltier aus demselben Wurf. Nach v. EISELSBERG.

Den Zustand der Cachexia thyreopriva hat man auch beim Menschen eintreten sehen infolge von Kropfexstirpationen, zumal wenn sie vor der Pubertät ausgeführt wurden. Vorher intelligente Kranke verloren ihre geistige Regsamkeit in hohem Grade, blieben im Wachstum zurück, ihre Wärmeregulation war gestört (Kältegefühl), die Haut wurde hart, rauh und trocken infolge des Verschwindens der Sekretion; das Unterhautbindegewebe wurde dicker und elastisch, was mit eigenartigen Veränderungen im Bindegewebe zusammenhängt, die man unter dem Namen des Myxödems zusammengefaßt hat.

Der bei Tieren und Menschen beobachtete Stillstand im Wachstum des Körpers beruht hauptsächlich auf Störungen in der Knochenentwicklung. Wie die mikroskopischen Untersuchungen bei jungen Kaninchen gelehrt haben, tritt eine spezifische Degeneration der das Wachstum vermittelnden Epiphysenknorpel ein, bestehend in Herabsetzung der normalen Zellwucherung, in Quellung und Zerklüftung der Grundsubstanz, verbunden mit blasiger Auftreibung der Knorpelhöhlen und Schrumpfung, ja sogar teilweisem Untergang der Zellen (Chondrodystrophia thyreopriva, HOFMEISTER).

Auch die Keimdrüsen erfahren auffällige Veränderungen: teilweise Degeneration der Eierstöcke, bei Hühnern abnorme Kleinheit der Eier, Hypoplasie der Hoden usw. Wie sehr die Exstirpation der Schilddrüse bei jungen Säugetieren das Wachstum und besonders die Entwickelung der langen Röhrenknochen beeinflußt, zeigt die Abbildung zweier Ziegen desselben Wurfs im Alter von 4 Monaten (Fig. 446). Im Vergleich zur Kontrolle ist die gleichalterige Ziege, bei welcher die Schilddrüse unter

Digitized by Google

Erhaltung der Epithelkörperchen vollständig entfernt worden war, infolge ihrer stark verkürzten Extremitäten sehr klein geblieben und bietet dabei noch auffällige Veränderungen der Körperform und des Haarkleides dar.

Der bei der Cachexia thyreopriva beobachtete Symptomenkomplex zeigt vielfache Beziehungen zu dem Kretinismus und zur „fötalen Rhachitis“ und bietet hierdurch eine Stütze für die Theorie, welche auch jene beiden Erkrankungen von Störungen oder Vernichtung der Funktion der Schilddrüse schon währed des intrauterinen Lebens herleitet.

Auf die durch Exstirpation der Schilddrüse hervorgerufenen Zustände wurde an dieser Stelle näher eingegangen, weil nach dem Urteil vieler Forscher in der Cachexia thyreopriva, in der Beeinträchtigung der Hirnfunktionen, in dem Myxödem, in den gestörten Verknöcherungsprozessen etc. wahrscheinlich die Folgen eines gestörten Chemismus oder Stoffwechsels zu erblicken sind. Viele Forscher sind der Ansicht, daß durch Ausschaltung der Schilddrüse das Blut eine veränderte chemische Zusammensetzung erhält, entweder weil wichtige chemische Körper nicht gebildet oder weil schädliche, im Blut zirkulierende Stoffe nicht ausgeschieden und umgewandelt werden, oder weil beides zugleich stattfindet.

Wie Spuren abnormer Substanzen in dem die Zellen umspülenden Medium die Funktionen derselben beeinflussen, morphologische Prozesse stören, hemmen und andere an ihrer Stelle hervorrufen, haben uns schon die im Kapitel XX (p. 590—593) angeführten Beispiele gelehrt.

Daß es sich um chemische Reizstoffe oder Hormone handelt, wird in dem Fall der Schilddrüse noch durch eine Reihe anderer Experimente erwiesen. Denn die durch totale oder partielle Entfernung der Schilddrüse bewirkten Störungen lassen sich durch die sogenannte Schilddrüsentherapie ausgleichen oder wenigstens mildern. Der Verlust der Schilddrüse kann teilweise dadurch ersetzt werden, daß man das operierte Tier mit dem Extrakt von Schilddrüsen füttert, oder ihm ein geeignetes Präparat subkutan zeitweise einverleibt und so dem Stoffwechsel die bei der Schilddrüsenfunktion entstehenden, dem Körper unentbehrlichen Substanzen künstlich zuführt. Noch wirksamer aber als der Schilddrüsenextrakt hat sich die medikamentöse Verwendung der durch Baumann in der Schilddrüse entdeckten spezifischen Substanz, des Thyreoglobulin, erwiesen.

Durch Gaben von Schiddrüsensubstanz oder Thyreoglobulin (Substitutionstherapie) kann man auch in günstiger Weise den Kropf, das Myxödem und die Cachexia thyreopriva beeinflussen.

Bei der Substitutionstherapie wird, um eine dauernde Wirkung zu erzielen, unverhältnismäßig viel Schilddrüsensubstanz oder Thyreoglobulin verbraucht. Man erklärt dies in der Weise, daß unter normalen Verhältnissen das in der Schilddrüse gebildete Thyreoglobulin von ihr zurückgehalten und nur langsam im Stoffwechsel aufgebraucht wird, während bei schilddrüsenlosen Tieren das durch den Darm aufgenommene oder subkutan eingeführte Thyreoglobulin nicht lange im Organismus bleibt, sondern bald als solches oder in Form einer anderen organischen Verbindung im Harn ausgeschieden wird (Baumann).

Ein Gegenstück zu den durch eine Hypofunktion der Schilddrüse verursachten Krankheitsbildern stellt der beim Menschen, namentlich

im weiblichen Geschlecht, ziemlich häufig vorkommende Basedowkropf dar. Die Erkrankung äußert sich namentlich in einer gestörten Wärmeregulation und einer nervösen Uebererregbarkeit; sie beruht wahrscheinlich auf einer über die Norm gesteigerten, krankhaften Funktion der Schilddrüse. Durch teilweise operative Entfernung der vergrößerten Schilddrüse sind günstige Heilerfolge erzielt worden.

Zu einigen Bemerkungen gibt noch die partielle Thyreoidektomie Veranlassung. Einmal erfahren wir aus den Versuchen, daß eine äußerst geringe Menge von Schilddrüsen- und Nebenschilddrüsengewebe genügt, um den tödlichen Ausgang der Operation zu verhüten. Zweitens interessieren uns in diesem Kapitel korrelative Wachstumsprozesse, die auch hier in ähnlicher Weise wie bei einseitiger Entfernung der Niere oder teilweiser Entfernung der Leber beobachtet werden.

Nach Beresowsky tritt bei Hunden nach Abtragung des größeren Teils der Schilddrüse eine kompensatorische Hypertrophie des Reststückes ein. Man beobachtet einige Tage nach der Operation Kernteilungsfiguren im Schilddrüsengewebe und Neubildung von Follikeln. Doch bleibt hier im Vergleich zur Niere und Leber die Hypertrophie eine sehr geringfügige. Außerdem findet eine kompensatorische Hypertrophie noch an zwei anderen Stellen statt. Einmal vergrößern sich in geringem Grade die Nebenschilddrüsen (Gley, Verstraeten und Vanderlinden). Zweitens beobachtet man nach Wegnahme der Hauptschilddrüse eine charakteristische Umwandlung des Hirnanhanges, der Hypophysis (Bogowitsch, Stieda, Hofmeister, Gley). Ihr Volumen nimmt oft in beträchtlicher Weise zu, so daß die Sattelgrube durch Knochenschwund ausgeweitet wird. Es kann sogar die Drüse bei besonders hohen Graden der Hypertrophie über den Rand der Grube nach außen hervortreten. Ihre Zellen zeigen sich vergrößert: in ihrem Protoplasma sind Vakuolen entstanden. Hofmeister zieht hieraus den Schluß, daß die Hypophysis eine ähnliche Funktion wie die Schilddrüse ausübt, und daß sie daher ihren Wegfall durch vikariierende Hypertrophie teilweise kompensieren kann. Der Reiz zur Hypertrophie wird in der durch die Wegnahme der Schilddrüse veränderten chemischen Beschaffenheit des Blutes in ähnlicher Weise zu suchen sein, wie für die Nierenhypertrophie in der Vermehrung der harnfähigen Substanzen im Kreislauf.

f) Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis etc.

In der Hormonenlehre spielen neben der Schilddrüse auch Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis etc. eine wichtige Rolle und haben zur Vornahme hierher bezüglicher Experimente gedient. Doch hierüber nur einige kurze Bemerkungen. Das Pankreas beeinflußt durch innersekretorische Vorgänge den gesamten Kohlenhydratstoffwechsel, es begünstigt die normale Zuckerverbrennung im Blut und die Glykogenbildung in der Leber. Die Nebenniere sondert ein jetzt auch auf chemischem Wege darstellbares Hormon, das Adrenalin, ab. Dieses wirkt auf alle Gewebe, die vom Sympathicus innerviert werden, ähnlich ein, als ob er selbst gereizt würde; es hilft mit, den Blutdruck in den Gefäßen zu regulieren. Erkrankung der Hypophysis ruft Akromegalie hervor. Das Knochenwachstum wird durch sie angeregt. Entfernung der Thymus bei jungen Säugetieren verzögert die Knochenentwicklung und die normale Ossifikation.

Digitized by Google

Auf ganz frühen Entwicklungsstadien gelang es Leo Adler bei jungen Froschlarven auf galvanokaustischem Wege die Thymus oder die Hypophysis vollständig zu entfernen. Namentlich die Zerstörung der Hypophyse ergab ganz charakteristische Wachstumsveränderungen der operierten Larven, die nicht mehr metamorphosierten und sich zu einer abnormen Größe entwickelten. Die mikroskopische Untersuchung ergab bei ihnen außer dem Fehlen der Hypophyse eine Hypoplasie der Keimdrüsen und starke Entwicklung des Fettkörpers, außerdem abnorme Veränderungen der Schilddrüse. Die Versuche von Adler sind namentlich deswegen von Interesse, weil sie einmal zeigen, daß die Drüsen mit innerer Sekretion untereinander in vielfachen Korrelationen stehen, und zweitens weil sich aus ihnen auch Rückschlüsse ziehen lassen auf die wichtige Rolle, die die endokrinen Drüsen schon auf frühen Entwicklungsstadien bei dem embryonalen Wachstum und bei der Differenzierung spielen. Sie bieten daher eine wichtige Stütze für die in den letzten Jahren häufig geäußerte Meinung, daß gewisse Konstitutionsanomalien beim Menschen auf einer krankhaften Funktion einer oder mehrerer endokriner Drüsen beruhen.

Bei der noch immer geringen Kenntnis der unendlich zahlreichen chemischen Vorgänge, die sich in jedem Teil des Körpers abspielen, stehen wir erst am Anfang in der Erforschung des umfangreichen Gebietes, welches dereinst die Lehre von den chemischen Korrelationen im Organismus bilden wird. Denn mit Biedl (1911) kann man wohl sagen: „Jedes Organ, jedes Gewebe, in letzter Linie jede Zelle verändert die Zusammensetzung der Säftemasse und kann durch spezifische Produkte (Hormone) unter Vermittlung des zirkulierenden Blutes auf die übrigen Teile einen bestimmenden Einfluß ausüben."

Eine treffliche Zusammenfassung der zahlreichen, in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über die endokrinen Drüsen findet der Leser in dem Werk von Biedl: „Innere Sekretion".

g) Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere.

Am Schluß des Abschnittes über chemische Korrelationen wollen wir uns noch etwas ausführlicher mit der Frage der sogenannten sekundären Geschlechtscharaktere beschäftigen, welche in den letzten Jahren durch eine Reihe vortrefflicher Untersuchungen in den Vordergrund des Interesses gerückt sind. Außer der Fähigkeit, in verschiedener Richtung differenzierte, als männlich oder weiblich bezeichnete Keimzellen zu bilden, unterscheiden sich die männlichen und weiblichen Individuen bei den mehrzelligen getrenntgeschlechtlichen Organismen noch durch eine ganze Reihe anderer somatischer Kennzeichen, die man zum Unterschied von den primären als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet. Dahin gehören die Ausführungswege und die Kopulationsorgane, die der verschiedenen Beschaffenheit und Aufgabe der Keimzellen angepaßt sind und von Poll als genitalsubsidiäre Geschlechtsmerkmale den extragenitalen gegenübergestellt werden. Letztere werden auch als sekundäre Geschlechtscharaktere im engeren Sinne bezeichnet. Sie fehlen wohl in keiner getrenntgeschlechtlichen Tier- und Pflanzenart, sind aber namentlich bei den Säugetieren und Vögeln, ferner bei einer Reihe von Insekten, Crustaceen und Würmern besonders stark ausgeprägt.

Um nur einige Beispiele zu nennen, so sei auf die verschiedene Art der Behaarung (Bartwuchs) und auf die unterschiedliche Form

Digitized by Google

des Kehlkopfs und die von ihr abhängige höhere oder tiefere Stimmlage beim Menschen, auf die Geweihbildung des Hirsches und des Rehbockes hingewiesen. Bei den Vögeln ist die Befiederung bei den männlichen Tieren meist viel farbenprächtiger als bei den Weibchen, so bei den Hühnern und vor allem bei dem Pfau und Paradiesvogel. Dasselbe ist häufig bei den Schmetterlingen der Fall, wo in vereinzelten Fällen die Weibchen zum Unterschied von den Männchen flügellos sind. Das merkwürdigste Beispiel von Geschlechtsdimorphismus ist bei dem Wurm Bonellia viridis bekannt, wo die ganz anders gebauten viel kleineren Männchen im Darm der Weibchen schmarotzen.

Daß häufig zwischen den sekundären Geschlechtscharakteren und den Geschlechtsdrüsen ein korrelativer Zusammenhang besteht, ist schon lange bekannt. Dafür spricht die Tatsache, daß oft erst die volle Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere mit der Geschlechtsreife, der Pubertät, zusammenfällt, ferner die bereits im Altertum bei Mensch und Tier geübte Kastration mit ihren die äußeren Geschlechtsmerkmale in Mitleidenschaft ziehenden Folgeerscheinungen.

Eine große Reihe von Experimenten lassen sich zugunsten der Anschauung anführen, daß die Keimdrüsen durch spezifische Hormone die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere in vielen Fällen zu beeinflussen vermögen. Kastriert man junge Hühner, so entwickelt sich bei ihnen wohl das farbenprächtige Gefieder, nicht aber die zu den sekundären Geschlechtscharakteren gehörenden Kämme und Halslappen. Implantiert man nun den als Kapaune benannten Kastraten, wie Berthold getan hat, Hodenstückchen an geeigneten Körperstellen entweder subkutan oder in die Bauchhöhle, so beginnen die Kämme und Halslappen wie beim normalen Hahn zu wachsen. Kastriert man umgekehrt Hennen, so werden, wie Goodale berichtet, dieselben hahnenfedrig, d. h. sie entwickeln das Federkleid, das sonst nur den männlichen Individuen zukommt. Denselben Vorgang kann man übrigens ab und zu auch bei alten Hennen beobachten, die in vorgerücktem Alter, wenn die Eientwicklung im Ovar aufhört, bei der Mauserung in der neu sich bildenden Befiederung dem Hahne ähnlich werden. Aus solchen Beobachtungen darf man wohl schließen, daß vom Ovar ein Hormon gebildet wird, das auf die Ausbildung des farbigen Federkleides hemmend einwirkt.

Von großer Beweiskraft für die Wirkung einer inneren Sekretion auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere sind ferner die sorgfältigen Versuche von Nussbaum und seinen Schülern Meyns und Harms, sowie Meisenheimers Versuche an Froschmännchen. Bekanntlich besitzen diese ein sehr charakteristisches Geschlechtsmerkmal in der Daumenschwiele, welche sich im Herbst zu bilden beginnt, in der Brunst im Frühjahr den höchsten Grad der Ausbildung erreicht und nach der Laichzeit bald zu schwinden beginnt. Die Schwiele entsteht durch starke Verdickung eines Hautbezirks, welcher stark gewucherte Drüsen und reichlich pigmentierte Epithelhöcker zeigt. An kastrierten Fröschen schwindet sie in kurzer Zeit fast vollständig und entwickelt sich zur Fortpflanzungsperiode auch bei bester Ernährung der Versuchstiere nicht wieder (Fig. 447). Dagegen kommt ihre Ausbildung sofort wieder in Gang, wenn kleine Hodenstücke dem Frosch implantiert werden (Fig. 448). Da bei gelungener Transplantation außer Blutgefäßen auch Nerven in das überpflanzte Hodengewebe einwachsen, kann ein Zweifel bestehen, wie er auch von Pflüger geäußert worden

ist, ob bei der neu hervorgerufenen Ausbildung der Daumenschwiele Nerveneinflüsse oder vom transplantierten Hoden ausgeschiedene Reizstoffe das ausschlaggebende Moment sind. Zugunsten der Hormone hat NUSSBAUM die Frage durch eine einfache Variation des Experiments entschieden, indem er Hodensubstanz in Lymphsäcke des Frosches einführte, in welchen sie nicht anwachsen können und allmählich resorbiert werden. Unter diesen Umständen war ja eine Beeinflussung auf nervösen Wegen vollkommen ausgeschlossen.

Dieselbe Wirkung wie durch Transplantation von Hodenstückchen kann übrigens der Experimentator, wie MEISENHEIMER gezeigt hat, dadurch erzielen, daß er kastrierten Froschmännchen Substanz vom Eierstock in den Lymphsack überträgt. Auch in diesem Falle war, wie MEISENHEIMER beschreibt, die Einwirkung auf die uns hier interessierenden Organe eine ganz unverkennbare. Wie Fig. 449 lehrt, kann die Ausbildung der Daumenschwiele ebensogut wie durch Substanz vom

Fig. 447. Fig. 448. Fig. 449.

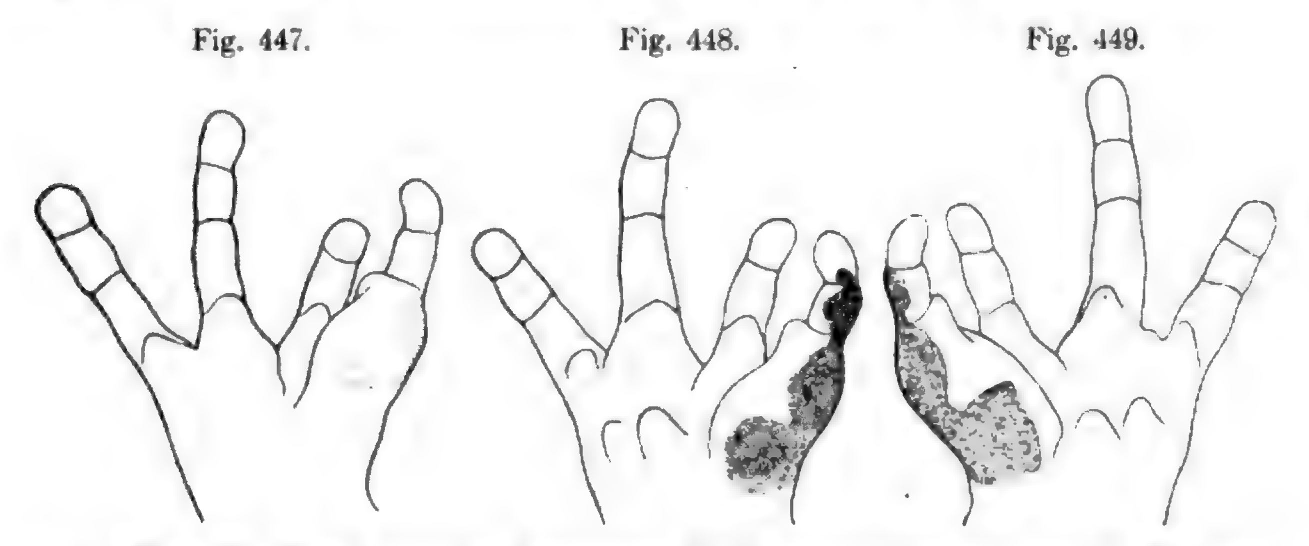


Fig. 447. **Hand eines im September 1909 kastrierten und am 21. Oktober 1910 getöteten männlichen Frosches.** Nach MEISENHEIMER.

Fig. 448. **Hand eines männlichen Frosches,** der im Januar 1910 kastriert, im Herbst 1910 mit Hodenimplantationen versehen und am 21. Oktober 1910 getötet wurde. Nach MEISENHEIMER.

Fig. 449. **Hand eines männlichen Frosches,** der im September 1909 kastriert, im Herbst 1910 mit Eierstocksimplantationen versehen und am 21. Oktober 1910 getötet wurde. Nach MEISENHEIMER.

Hoden durch Ovarialsubstanz wieder angeregt werden. Im übrigen wird durch die Hormone der experimentell in den Lymphsack gebrachten Keimdrüsen auch der psychische Trieb zur Umklammerung des Weibchens, der infolge der Kastration aufgehoben ist, wieder von neuem ausgelöst.

Besonders beweisend für die Wirksamkeit sogenannter Sexualhormone auf die Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere sind die schönen Versuche von STEINACH und seiner Mitarbeiter geworden, die in den letzten Jahren berechtigtes Aufsehen erregt haben. STEINACH hat neben der Kastration gleichzeitig auch in ausgedehntem Maße die Transplantation von Hoden und Eierstock bei Säugetieren angewandt und dadurch bei den Kastraten eine Neubildung der verloren gegangenen sekundären Geschlechtscharaktere erzielen können. Er hat durch die transplantierten Geschlechtsdrüsen die kastrierten Tiere, wie er sagt, feminieren und maskulieren können, wobei nicht nur körperliche Merk-

Digitized by Google

male, sondern auch das psychische Verhalten sich als stark beeinflußbar erwies. Von besonderem Interesse ist es aber, daß es Steinach als erstem gelang, Ovarien auf männliche Tiere, Hoden auf Weibchen erfolgreich zu transplantieren, indem er die zu diesem heterologen Transplantationsversuch zu verwendenden Tiere vorher kastrierte. Versucht man nämlich einem normalen Männchen ein Ovarium zu implantieren, so geht die transplantierte heterologe Keimdrüse sogleich zugrunde, heilt dagegen im Kastraten ein. Es zeigt dies deutlich, daß das Hormon der normalen Keimdrüse das Wachstum der heterologen implantierten Keimdrüse verhindert. Kastriert man aber vorher das betreffende Tier, entfernt damit also das wachstumhemmende Hormon, neutralisiert gleichsam das Männchen oder Weibchen, wie Steinach sagt, so heilt die transplantierte heterologe Keimdrüse ein und kann ihre geschlechtsspezifische Wirksamkeit entfalten.

Steinach hat nun gezeigt, daß die in ein jugendliches kastriertes Männchen der Ratte oder des Meerschweinchens implantierten Ovarien das Männchen in bezug auf seine Körpergröße und Körperform, seinen Haarwuchs, die Ausbildung der Brustdrüsen und seines Geschlechtstriebs feminieren. Besonders auffällig äußert sich die Wirksamkeit des Ovariums auf die Brustdrüsen. Dieselben wuchern stark, stärker sogar als beim jungfräulichen Weibchen, so daß sie sogar Milch produzieren können. Das feminierte Männchen säugt daher sogar Junge, genau so wie ein Weibchen, das eben geboren hat; das feminierte Männchen zeigt somit auch in seinem psychosexuellen Verhalten weibliche Eigenschaften. Im Gegensatz hierzu maskulieren die in ein jugendliches, kastriertes Weibchen implantierten Hoden das Weibchen, das die Größe des Männchens erreicht. Sein Haarkleid ist grob wie beim normalen Männchen; seine Brustdrüsen bleiben unentwickelt; die Clitoris wächst, wie Lipschütz beobachtet hat, zu einem penisartigen Organ heran. Das maskulierte Weibchen weist ferner einen deutlichen männlichen Geschlechtstrieb auf. Implantiert man schließlich einem Meerschweinchenmännchen gleichzeitig Hoden und Eierstock, so wird das Tier zu einem richtigen Zwitter. Es wird von der Größe eines normalen Männchens, aber säugt Junge; es wechseln Perioden männlicher und weiblicher Erotisierung bei ihm ab.

Die interessanten Versuche von Steinach an Säugetieren sind neuerdings auch von Goodale am Huhn erfolgreich mit demselben Resultat durchgeführt worden. Ein von ihm im Alter von 3 Wochen nach Kastration durch Ovarienimplantation feminiertes Hähnchen wies nach 2 Monaten ein Federkleid vom weiblichen Charakter auf; Kamm und Sporen waren in ihrem Wachstum verzögert.

Die an Tieren erzielten Ergebnisse wurden von Steinach und Lichtenstein mit Erfolg dazu benutzt, um auch beim Menschen die Folgeerscheinungen einer fehlenden oder fehlerhaften innersekretorischen Funktion der Geschlechtsdrüsen auszugleichen. Einem infolge Hodenerkrankung kastrierten Manne wurde der Hoden eines anderen Individuums implantiert mit dem Erfolg, daß die Folgeerscheinungen der Kastration ausblieben. Einem homosexuellen Patienten, der neben der gestörten Libido sexualis auch deutliche körperliche Merkmale des anderen Geschlechts besaß, wie vollentwickelten gewölbten Busen, Ausladung der Hüften, weibliche Form der Behaarung, wurde nach Kastration der fehlerhaft funktionierenden Hoden der Hoden eines normalsexuellen Mannes implantiert. Es trat bei dem Patienten eine voll-

Digitized by Google

kommene Maskulierung in psychosexueller und in körperlicher Richtung ein.

Steinach untersuchte ferner die transplantierten Keimdrüsen histologisch und fand, daß infolge der Schädigung durch die Transplantation die eigentlichen Keimzellen, die Spermiden und Eizellen größtenteils zugrunde gehen, daß dagegen das sogenannte interstitielle Gewebe des Hodens und des Ovars, sowie die Follikelzellen desselben gut erhalten bleiben und sich oft sogar stark vermehren. Er zieht aus diesen Befunden den Schluß, daß die interstitiellen Gewebselemente und nicht die eigentlichen Keimzellen das spezifische Sexualhormon produzieren, und gibt ihnen im Gegensatz zu den generativen Elementen den Namen „Pubertätsdrüse". Zu der gleichen Annahme sind u. a. ferner Bouin und Ancel, sowie Gross und Tandler geführt worden. Werden die Keimdrüsen mit Röntgenstrahlen intensiv bestrahlt, so leiden vorwiegend die Keimzellen, nicht dagegen die interstitiellen Zellen. Die bestrahlten Individuen werden zwar steril, produzieren keine reifen Geschlechtszellen mehr, werden aber nicht zu Kastraten, verlieren nicht die Libido sexualis und die sekundären Geschlechtscharaktere, weil eben das innersekretorische Zwischengewebe intakt bleibt. Zu demselben Schluß führte die Untersuchung kryptorcher Hoden, wo gleichfalls die Samenelemente schwer geschädigt, das interstitielle Gewebe dagegen normal ist. Die Folge davon ist Sterilität bei normal entwickelten sekundären Geschlechtscharakteren.

Gegen die Lehre, daß die innersekretorische Funktion der Keimdrüsen nicht den eigentlichen Geschlechtszellen zukommt, hat sich neuerdings Stieve ausgesprochen. Er zieht die Beweiskraft der soeben angeführten Experimente in Zweifel, da durch sie die Keimzellen geschädigt, doch nie wirklich restlos zugrunde gegangen seien. Die Frage bedarf wohl noch weiterer klärender Untersuchungen. Wie aber die Entscheidung ausfallen mag, so viel ergibt sich aus all den soeben angeführten Kastrations- und Transplantionsversuchen mit voller Deutlichkeit, daß die Keimdrüsen durch spezifisch wirksame Hormone die Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere in hohem Maße beeinflussen können. Ja Steinach und ebenso Gross und Tandler sind geradezu zu der Vorstellung geführt worden, daß das Soma im Unterschied zu den Geschlechtszellen im Anfang der Ontogenese asexuell sei. Daß tatsächlich durch die verschiedene Wirkung der männlichen oder weiblichen Sexualhormone Speciescharaktere, die ursprünglich in beiden Geschlechtern der Anlage nach gleiche sind, zu den im männlichen und weiblichen Geschlecht verschiedenen, sogenannten sekundären Geschlechtscharakteren werden können, diese Tatsache illustriert besonders schön folgende Beobachtung, die man an Schafen angestellt hat.

Bei den Schafen gibt es drei verschiedene Varietäten, die wir der Kürze nach als a, b, c bezeichnen wollen. a ist in beiden Geschlechtern hornlos, bei b sind die Weibchen hornlos, die Männchen dagegen gehörnt, die c-Varietät besitzt zwar nur gehörnte Individuen, doch sind die Männchen mit kräftigeren, größeren Hörnern versehen als die Weibchen. Kreuzungsversuche haben nun ergeben, daß der a-Varietät in beiden Geschlechtern die Fähigkeit zur Hornbildung ganz abgeht, daß dagegen die phänotypisch ungehörnten Weibchen der b-Form latent die Eigenschaft für Hornbildung besitzen, denn mit dem phäno- und genotypisch ungehörnten Männchen der a-Form gekreuzt ergeben sie hornlose Weibchen und gehörnte Männchen. Bei den 3 Varietäten ist

Digitized by Google

also der Speciescharakter der Hornbildung bei der a-Form gar nicht entwickelt, bei der b- und c-Varietät dagegen in verschiedener Stärke vorhanden, die bei b noch nicht genügt, die Weibchen auch phänotypisch gehörnt erscheinen zu lassen, bei c dagegen auch den Weibchen Hörner verleiht. Kastrationsversuche an Männchen der b- und c-Form haben andererseits ergeben, daß die Entfernung der Hoden die Hornausbildung stets auf den weiblichen Grad reduziert, in der c-Form die Hörner kleiner werden läßt, in der b-Form ganz zum Verschwinden bringt. Aus beiden Versuchsreihen, dem Kreuzungsexperiment und der Kastration ergibt sich nun folgendes Bild, wie in beiden Geschlechtern aus einem der Anlage nach gleichen Speciescharakter durch den Einfluß spezifischer Sexualhormone sekundäre Geschlechtscharaktere werden können. Das Hormon der männlichen Keimdrüse ist bei der a-Form natürlich unwirksam, da hier ja die idioplasmatische Anlage für Hornbildung fehlt, bei b dagegen fördert es die latente Anlage so, daß sie sichtbar und dadurch zu einem sekundären Geschlechtscharakter des Männchens wird. Bei der c-Form genügt die idioplasmatische Anlage allein schon zur Hornbildung, die Hormonwirkung bedingt nur eine kräftigere Ausbildung der Hörner beim Männchen, die dadurch ebenfalls zu einem sekundären Geschlechtsmerkmal werden. Schließlich gibt es noch nahe verwandte Arten, wo beide Geschlechter gleich starke große Hörner besitzen. Hier ist also die Hornbildung ausschließlich als Speciescharakter zu bezeichnen; dem männlichen Hormon ist hier keine Gelegenheit mehr gegeben, die idioplasmatische Anlage im Wachstum noch weiter zu fördern und aus einem reinen Speciescharakter einen sekundären Geschlechtscharakter zu machen.

Wie sich aus unserer Zusammenstellung ergibt, besteht zweifelsohne die Anschauung von Steinach, Gross und Tandler zu Recht, daß ursprüngliche Speciescharaktere durch den verschiedenen Einfluß der männlichen oder weiblichen Sexualhormone zu sekundären Geschlechtscharakteren werden können; verfehlt dagegen ist ihre weitere Folgerung, daß das Soma asexuell sei. Aus theoretischen Gründen müssen wir diese Lehre zurückweisen, die wieder zwischen Soma und Keimplasma im Sinne von Weismann einen Gegensatz schafft, der nach der hier vertretenen Theorie der Biogenesis nicht vorhanden ist. Wie schon im XVIII. Kapitel ausgeführt worden ist, enthalten alle Zellen des Organismus, wenn wir vielleicht von den wenigen Fällen, wo eine Diminution des Kernmaterials beobachtet worden ist, das volle Idioplasma. Danach müssen also alle Somazellen genau so der Anlage nach sexuell differenziert sein, wie die Zellen, aus denen sich im Laufe der Entwicklung die männlichen oder weiblichen Gameten bilden. Tatsächlich hat die experimentelle Forschung die Richtigkeit dieser Anschauung bestätigt.

Besonders beweiskräftig sind in dieser Hinsicht die Kastrations- und Transplantationsversuche an Schmetterlingen, wie sie Oudemans, Kellogy, Meisenheimer und Kopéc vorgenommen haben. Stets ergab sich übereinstimmend, daß im Gegensatz zu den bisher besprochenen Versuchen an Vertebraten die Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen keinerlei Einfluß auf die Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale haben. Von Meisenheimer und Kopéc wurden erfolgreich Transplantationen ausgeführt, und zwar wurden Hodenanlagen in weibliche kastrierte Raupen und Eierstöcke in männliche Exemplare transplantiert und zur Einheilung gebracht. In den meisten Fällen entwickelten sich diese Keimanlagen im heterologen Organismus

Digitized by Google

ungestört weiter und lieferten reife Gameten. Trotzdem zeigten sich die sekundären Geschlechtscharaktere durch das heterologe Transplantat gänzlich unbeeinflußt; es entstanden so Tiere mit Eierstöcken an Stelle der Hoden, sonst aber mit wohlausgeprägten sekundären männlichen Sexualcharakteren und deutlichem männlichen Geschlechtstrieb; und andererseits äußerlich typisch weibliche Tiere, die aber keine Ovarien, sondern Hoden besaßen.

Um den Einwand zu widerlegen, daß durch eine ganz frühzeitig im Embryonalleben erfolgende innere Sekretion die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere in männlicher oder weiblicher Richtung bereits fixiert sei, entfernte Meisenheimer gleichzeitig mit den Keimdrüsen auch die Flügelanlagen, um sie zur Regeneration zu veranlassen. Es zeigte sich, daß sogar in den Fällen, wo die Regeneration unter Gegenwart einer heterologen transplantierten Keimdrüse erfolgte, niemals ein Einfluß derselben auf die Art des Regenerats zu bemerken war. Bei einem ursprünglich weiblichen Tiere bildeten sich wieder typisch gebaute weibliche Flügel und umgekehrt bei einem kastrierten Männchen die charakteristischen Flügel der männlichen Falter. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß bei den Schmetterlingen im Gegensatz zu den Wirbeltieren die Geschlechtsdrüsen keinerlei Einfluß auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere haben; diese verdanken vielmehr ihre Entwicklung genau so wie die primären Geschlechtscharaktere einer idioplasmatisch bedingten geschlechtlichen Differenzierung des bei ihrer Ausbildung beteiligten Zellmaterials. Die Keimzellen und die Somazellen eines jeden Individuums sind in übereinstimmender Weise in männlicher oder weiblicher Richtung idioplasmatisch differenziert.

Zu demselben Ergebnis führten die interessanten Untersuchungen von Dewitz, sowie von Steche und dessen Schüler Geyer. Bei den Schmetterlingen sowie einigen andern pflanzenfressenden Insekten ist die Lymphflüssigkeit bei den weiblichen Tieren infolge ihres Gehalts an Chlorophyll grün gefärbt, bei den Männchen dagegen läßt sich in der Lymphe kein Chlorophyll mehr nachweisen; ihre Farbe ist dementsprechend nur schwach gelblich. Wie Steche nachgewiesen hat, beruht der Farbunterschied zwischen beiden Geschlechtern darauf, daß die männlichen Darmzellen das Chlorophyll der Nahrung ganz abbauen, dagegen den weiblichen Darmzellen diese Fähigkeit abgeht. Auch diese sexuelle Verschiedenheit der Somazellen kann nicht durch Kastration oder Transplantation irgendwie beeinflußt werden.

Einen weiteren Beweis, daß auch die Somazellen sexuell differenziert sind, liefern uns die Halbseitenzwitter bei Vögeln. Besonders interessant ist ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis, welchen Poll beim Dompfaffen (Pyrrhula europaea [Fig. 451]) beobachtet und auch histologisch genauer untersucht hat. Auf der rechten Körperseite ist ein typischer Hoden (Fig. 450 *t*) mit verschiedenen Stadien der Spermiogenese in dem mehrschichtigen Epithel der Tubuli seminiferi, links dagegen ein ebenso gut ausgeprägtes Ovarium (*ov*) mit jüngeren und älteren Eifollikeln vorhanden. Die innere Zwittrigkeit hat aber auch äußerlich in diesem Fall einen deutlichen Ausdruck in der verschiedenen Beschaffenheit des Gefieders gefunden. Wie die Zusammenstellung auf Fig. 451 lehrt, unterscheiden sich männliche und weibliche Dompfaffen voneinander in ihrer Färbung. Während beim Männchen die Bauchseite leuchtend rot gefärbt ist, zeigt sie beim Weibchen eine graubraune, hier

Digitized by Google

und da mit Weiß durchsetzte Befiederung. Der zwischen beiden abgebildete Halbseitenzwitter gleicht nun entsprechend der verschiedenen Beschaffenheit seiner Keimdrüsen in dem Aussehen seines Gefieders in der linken Körperhälfte dem Weibchen, in der rechten dem Männchen. Bei dem hermaphroditen Dompfaffen haben also die

Fig. 450. **Querschnitt durch die beiden Keimdrüsen eines hermaphroditen Dompfaffs**, der in Fig. 451 in der Mitte abgebildet ist. Nach H. POLL. Rechts ist die Keimdrüse ein typischer Hoden (*t*), links ein typischer Eierstock (*or*).

Hormone der rechten männlichen und der linken weiblichen Geschlechtsdrüse Gelegenheit, auf dem Blutwege alle Zellen des Organismus zu be-

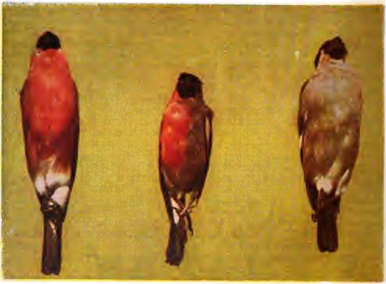


Fig. 451. In der Mitte der Figurentafel ist ein Dompfaff (Pyrrhula europaea) mit Hermaphroditismus bilateralis, auf seiner linken Seite ein normales Männchen, auf der rechten Seite ein normales Weibchen vom Dompfaffen zum Vergleich abgebildet. Nach H. POLL.

Digitized by Google

einflussen. Wären diese alle gleichartig, nach der Theorie STEINACHS und TANDLERS asexuell, so müßten sie alle gleichmäßig durch die im Blute vermischten Hormone, je nach dem Ueberwiegen der männlichen oder weiblichen, in einer bestimmten Richtung beeinflußt werden. Das ist nun aber nicht der Fall, vielmehr haben sich die Zellen der einen Körperhälfte, die den Hoden enthält, in männlicher, die Zellen der anderen Körperhälfte in weiblicher Richtung differenziert, ein sicherer Beweis, daß sie schon ebenso wie die Generationszellen in männlicher oder weiblicher Richtung der Anlage nach verschieden sind und daß höchstens diese primäre, im Idioplasma der Zellen begründete Verschiedenheit durch die Hormonwirkung in bestimmter Richtung noch gesteigert werden kann.

Seitdem die Heterochromosomen entdeckt sind, hat die Lehre, daß ebenso wie die Geschlechtszellen auch die Somazellen vom befruchteten ab in männlicher oder weiblicher Richtung idioplasmatisch beeinflußt sind, ihre morphologische Grundlage erhalten. Hat man doch nachweisen können, daß in den somatischen Mitosen bei Insekten und Würmern die weiblichen Embryonen sich durch den Besitz eines paarigen Heterochromosoms von den männlichen Tieren, denen nur ein unpaares Heterochromosoms zukommt, unterscheiden. Daß der in beiden Geschlechtern verschiedene Gehalt an jener Kernsubstanz, die in dem Heterochromosom enthalten ist, nicht nur die primären Geschlechtscharaktere bestimmt, sondern gleichzeitig auch die somatischen Zellen in verschiedener Weise beeinflußt und damit die sekundären Geschlechtscharaktere hervorruft, ist auf verschiedene Weise denkbar, doch soll die Frage an dieser Stelle nicht weiter erörtert werden, da wir auf sie im Kapitel XXVI über Geschlechtsbestimmung (man vergleiche den Abschnitt über die Mutanten von Drosophila) noch einmal zurückkommen werden.

Wenn wir nunmehr kurz die hier angeführten Tatsachen über die Entstehung der sekundären Geschlechtscharaktere zusammenfassen, so ergibt sich folgendes Bild: Wir müssen zweierlei genetisch verschiedene Arten von sekundären Geschlechtscharakteren auseinanderhalten. Die einen entwickeln sich aus einer ursprünglich indifferenten, in beiden Geschlechtern gleichmäßig vorhandenen idioplasmatischen Anlage unter dem Einfluß bestimmter Hormone, die von den sexuell differenten Keimorganen produziert in männlicher oder weiblicher Richtung ihre Wirksamkeit entfalten. Die zweite Kategorie von sekundären Geschlechtscharakteren verdankt ihren Ursprung einer sexuellen Verschiedenheit der Somazellen, die ebenso wie diejenige der primären Geschlechtscharaktere mit dem Moment der Befruchtung idioplasmatisch fixiert ist; sie sind von R. HERTWIG daher auch als konkordante Geschlechtscharaktere bezeichnet worden. Schließlich ist auch noch der Fall denkbar, daß gewisse sekundäre Geschlechtscharaktere, obgleich schon idioplasmatisch in männlicher oder weiblicher Richtung determiniert, doch zu ihrer vollen Ausbildung des adäquaten Hormons bedürfen.

Wir sehen also an dem Beispiel der sekundären Geschlechtscharaktere auf das deutlichste, wie bestimmte Eigenschaften der Organismen das Resultat ganz verschiedener Ursachen sein können, die wir am Anfang des XVII. Kapitels als innere Faktoren in weiterem und engerem Sinne unterschieden haben. Auf die im Organismus der Zellen enthaltenen, vorwiegend idioplasmatisch bedingten inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses wird noch im XXV. Kapitel näher eingegangen werden.

Digitized by Google

2. Mechanische Korrelationen (Mechanomorphosen).

Wie Zug und Druck, von außen auf die Organismen einwirkend, in ihnen Reaktionen hervorrufen, die zur Entstehung der im XIX. Kapitel besprochenen mechanischen Gewebe und Organe führen, so kommt es auch im Innern des Körpers selbst zwischen den einzelnen Organen zu mechanischen Wechselwirkungen, als deren Folge sich bestimmte Einrichtungen ausbilden.

Je nachdem sich hierbei die einzelnen Organe mehr aktiv oder passiv verhalten, lassen sich auch die mechanischen Korrelationen in zwei Gruppen einteilen, in die Mechanomorphosen aktiv beweglicher und in die Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

a) Mechanomorphosen aktiv beweglicher Organe und Gewebe.

Aktiv ist die Formveränderung der Organe, wenn sie kontraktile Elemente, die Muskelfasern, enthalten, welche sich auf irgendeinen Reiz in einer Richtung stark verkürzen und in der andern Richtung an Dicke entsprechend gewinnen. Durch ihre Anordnung rufen die kontraktilen Elemente auch wieder zwei Einrichtungen hervor. Entweder liegen sie haufenweise zu Bündeln angeordnet beisammen und bilden so besondere motorische Arbeitsorgane des Körpers, die quergestreiften, willkürlich beweglichen Muskeln, oder sie sind in die Wand von Hohlorganen, von Schläuchen und Blasen, eingebettet und bedingen durch ihre Kontraktion oder Erschlaffung eine Volumenveränderung, eine Verengerung oder Erweiterung der betreffenden Hohlräume.

Es ist nun eine den Naturforschern und Aerzten allbekannte Tatsache, daß alle muskulösen Organe der mechanischen Arbeit, welche sie im Körper zu verrichten haben, auf das genaueste angepaßt sind. Die Nackenmuskeln eines Säugetieres, dessen Kopf durch mächtige Geweih- und Hörnerbildungen stark belastet ist, sind dementsprechend viel kräftiger ausgebildet als beim Menschen, bei welchem sich die Nackenmuskeln unter ganz anderen Bedingungen befinden. Auf die Korrelation, die bei den Flugvögeln zwischen der enormen Entwicklung der Brustmuskulatur und dem Gebrauch der vorderen Extremität als Flugwerkzeug besteht, wurde schon an anderer Stelle die Aufmerksamkeit gelenkt. Ueberall bei den Tieren sehen wir, daß nach den zu bewegenden Teilen des Körpers sich die Größe und die Form der zu ihnen gehörenden Muskeln von selbst reguliert dadurch, daß die Zahl und Stärke der kontraktilen Elemente, entsprechend der Größe der zu bewältigenden Widerstände, zu- oder abnimmt.

Genau wie Muskeln des Skeletts verhalten sich auch die muskulösen Hohlorgane. Die Ausbildung des Muskelgewebes in den einzelnen Abschnitten des Gefäßsystems, des Darmkanals etc. erfolgt ebenfalls in harmonischer Beziehung zu der mechanischen Arbeit, welche in den einzelnen Abschnitten zu leisten ist. Das Muskelgewebe ist daher auch in ausgedehntem Maße Veränderungen fähig, wenn sich die mechanischen Bedingungen ändern, unter denen seine Arbeit vor sich geht; es wird kräftiger entwickelt, wie durch zahlreiche Experimente und Krankengeschichten in eklatanter Weise über allen Zweifel sichergestellt ist, an allen Stellen, wo Hohlorgane ihren Inhalt nur unter Hindernissen ent-

Digitized by Google

leeren können: so beim Magen, wenn der Pylorus verengt ist; am Darm oberhalb pathologischer Strikturen; bei der Blase infolge von Prostatahypertrophie und anderen die Harnentleerung erschwerenden Zuständen; beim Herzen, wenn es besondere Stromhindernisse zu bewältigen hat, welche entweder durch Klappenfehler oder durch Erkrankungen der Arterienwandungen hervorgerufen sind.

Ueberall spielt sich die durch mechanische Ursachen hervorgerufene Korrelation etwa in folgender Weise ab. In allen muskulösen Hohlorganen ziehen sich ihre Muskelelemente zusammen, wenn sich in ihren Hohlräumen Inhalt ansammelt, und wenn dadurch die Wandung über das gewöhnliche Maß hinaus gespannt und gereizt wird. Bei Vorhandensein von Hindernissen reicht der gewöhnliche Reiz und die durch ihn hervorgerufene Muskelaktion zur Entleerung nicht aus. Es kommt daher zu stärkerer Anhäufung des Inhaltes, zu erhöhter Anspannung der Magen-, Darm-, der Blasen- und Herzwand. Die Muskelelemente werden infolgedessen stärker und häufiger gereizt, bis sie durch erhöhte Arbeitsleistung unter Benutzung ihrer Reservekraft das Hindernis überwinden und den vermehrten Inhalt entleeren. Die weitere Folge der stärkeren Inanspruchnahme ist dann die eintretende Hypertrophie der Muscularis.

Nach diesem Prinzip kann sich die Wandung des Gefäßsystems den verschiedenen Aufgaben, welche es in seinen einzelnen Abschnitten und bei gelegentlich auftretenden Störungen zu ihrer Beseitigung zu erfüllen hat, in besonders feiner Weise anpassen. Der Blutstrom modelliert gewissermaßen die Weite seiner Kanäle und die wechselnde Dicke seiner Wandungen in den verschiedenen Abschnitten seines Laufes selbst. Hierbei kommen einige histomechanische Prinzipien zur Geltung, welche Thoma in seiner Histomechanik des Gefäßsystems in die Sätze zusammengefaßt hat: „Strombeschleunigung führt zu einer Erweiterung, dagegen Stromverlangsamung zu einer Verengerung der Gefäßlichtung.“ „Das Dickenwachstum der Gefäßwand ist abhängig von der Wandspannung, diese von dem Blutdruck und dem Gefäßdurchmesser.“

Das Anpassungsvermögen der Gefäßwand an die ihr gestellten Aufgaben offenbart sich am lehrreichsten unter pathologischen Verhältnissen. Wenn infolge irgendeines Klappenfehlers oder eines an anderer Stelle gelegenen Hindernisses die linke oder die rechte Herzkammer stärker mit Blut gefüllt und dadurch über die Norm ausgeweitet (dilatiert) wird, so wächst der endokardiale Blutdruck. Dieser ruft wieder eine Vermehrung der systolischen Energie des Herzmuskels hervor und als weitere Folge eine Arbeitshypertrophie, durch welche unter Umständen die im Gefäßsystem vorhanden gewesene Störung vollständig kompensiert werden kann.

Erhebliche Veränderungen in der Gefäßbahn, die sich in verhältnismäßig kurzer Zeit abspielen, werden durch Unterbindung eines größeren Gefäßes hervorgerufen. Aus unscheinbaren Kollateralästchen, die, oberhalb der Ligatur gelegen, in das anämisch gewordene Gebiet führen, entwickeln sich ziemlich rasch Gefäße von stärkerem Kaliber, mit dickeren Wandungen und mit einem ihrer Dicke entsprechenden, histologischen Bau. Auch hier ist wieder die Ursache für alle diese verwickelten Prozesse in den veränderten mechanischen Verhältnissen der Blutzirkulation gemäß den oben aufgestellten Gesetzen zu suchen, vor allen Dingen in der erheblich vermehrten Geschwindigkeit, mit welcher der Blutstrom oberhalb der Unterbindungsstelle das Kollateralgefäß nach dem anämischen Gebiete durchströmt.

Digitized

b) Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

Von den aktiven sind die passiven Formveränderungen zu trennen, welche an den nicht-kontraktilen Organen und Geweben durch Muskeltätigkeit etc. notwendigerweise hervorgerufen werden. Die Nachbarteile, welche sich an den beiden Enden von Muskelbündeln ansetzen, erfahren bei jeder Verkürzung derselben einen entsprechend starken Zug. Desgleichen drängt der Muskel, indem er der Verkürzung entsprechend anschwillt, die ihn seitlich einhüllenden Teile zur Seite und übt so einen Druck auf sie aus und setzt sie in Spannung. Wenn Gliedmaßen oder ganze Körperteile durch Muskelkontraktion ihre Form verändern, wird die sie einhüllende Haut verschoben und bald in dieser, bald in jener Richtung stärker gespannt. Wenn Knochenstücke durch Muskelkontraktion gegeneinander verschoben werden, erleiden alle Gewebe, welche den Zusammenhalt zwischen den Knochen vermitteln, Dehnungen und Zugwirkungen. Die Wandungen der Schlagadern werden durch die rhythmisch erfolgende Zusammenziehung und Erschlaffung des Herzmuskels bald mehr, bald weniger stark mit Blut angefüllt, so daß ihre Wandungen sich in wechselnden Spannungszuständen befinden. Die in der Bauchhöhle eingebetteten Organe, welche mit den Wandungen durch Bauchfellduplikaturen, Mesenterien und Bänder, verknüpft sind, üben auf diese bei jeder Lageveränderung einen wechselnden Zug aus. In dieser Weise wirken bei allen höheren Organismen zahlreiche Organe bei ihrer Tätigkeit in mechanischer Weise aufeinander ein und sind die Ursachen von mechanischen Strukturen, die an Mannigfaltigkeit die durch mechanische Einwirkungen der Außenwelt bedingten weit übertreffen.

Das Gewebe, welches am meisten der Einwirkung der Muskelaktion unterliegt, ist das faserige Bindegewebe, weil es zunächst die bewegenden und die bewegt werdenden Organe einschließt und die Verbindungen zwischen ihnen durch Ausfüllung der Zwischenräume herstellt. Es ist unter allen mechanischen Geweben für die mannigfaltigste Verwendung und Anpassung an verschiedene Aufgaben geeignet. Wo das Bindegewebe in derselben Richtung einem stetigen Zug ausgesetzt ist, sehen wir seine Fasern sich in der Zugrichtung parallel und dicht nebeneinander zu Bündeln anordnen, gleichwie die Knochenbälkchen der Spongiosa sich in der Richtung der Zug- und Druckkurven bilden. So entstehen in der Verlängerung der Muskelenden die Sehnen und Aponeurosen, um die motorische Kraft der Muskelelemente, wie Zugriemen einer Arbeitsmaschine, auf die zu bewegenden Knochen zu übertragen. Straffe Stränge parallel geordneter Bindegewebsfasern spannen sich nach denselben Prinzipien als Bänder zwischen Reihen hintereinander gelagerter Skeletteile aus und vereinigen sie so fest untereinander, daß selbst gewaltige Zugkräfte ein Auseinanderreißen der zusammengehörigen Organe nicht zuwege bringen.

Wo das Bindegewebe zur Umhüllung von Muskelmassen dient und bei ihrer Anschwellung und Erschlaffung bald mehr, bald weniger angespannt wird, ordnen sich seine Fasern quer zur Verlaufsrichtung der Muskelfasern an und bilden straffe Häute, die Fascien. Wo es in verschiedenen Richtungen, wie in der Haut, einem wechselnden Zug unterworfen ist, durchkreuzen sich seine Fasern in verschiedenen Richtungen und verlaufen teils in der Längsrichtung des Körpers, teils quer zu ihr, teils senkrecht zur Körperoberfläche.

Digitized by Google

In wie wunderbarer Weise das faserige Bindegewebe in der Schwanzflosse des Delphins zu einer Ruderplatte angeordnet ist, welche durch Muskelaktion vielseitig bewegt und dabei in einzelnen Teilen bald prall, bald wieder geschmeidig gemacht werden kann, hat Roux in eingehender Weise auseinandergesetzt.

Außerdem dient aber an manchen Orten das faserige Bindegewebe noch einem ganz entgegengesetzten mechanischen Zweck, nämlich um die Abscherung sich verkürzender Organe gegen ihre Umgebung zu erleichtern (siehe p. 570). Die starken Formveränderungen kontraktiler Organe müßten von den umgebenden Teilen, wenn sie fest untereinander verbunden wären, mitgemacht werden. Durch Einschaltung einer Schicht von „lockerem Bindegewebe" wird auch dieser offenbare Uebelstand vermieden. Indem spärliche Bindegewebsfasern sich locker und schlaff in verschiedenen Richtungen kreuzen und durch zahlreiche, weite Lymphspalten voneinander getrennt sind, entsteht ein Gewebe, welches zwischen den aneinander grenzenden, kontraktilen Organen und den formveränderlichen Teilen eine ausgedehnte Verschiebung oder Abscherung gestattet und daneben auch noch gleichzeitig der Ansammlung und Fortbewegung der Lymphe dient. So ist die Muskelhaut des Darms einerseits gegen die Tunica mucosa, andererseits gegen die Tunica serosa durch die lockeren Bindegewebsschichten der Submucosa und der Subserosa abgegrenzt; ebenso die Haut gegen die von ihr bedeckten Muskelmassen durch das Unterhautbindegewebe; die verschiedenen Muskelindividuen gegeneinander durch lockeres interstitielles Bindegewebe; die Oberfläche der kontraktilen Blutgefäße gegen ihre Umgebung durch die lockere Tunica adventitia.

Mechanische Anpassungen finden ferner auch noch statt zwischen dem Skelett und den es begrenzenden und mit ihm in Beziehung stehenden Organen. Wo Sehnen und Aponeurosen sich an die Knochen ansetzen und die Zugkraft der Muskeln auf sie übertragen, entstehen Tubercula, Spinae, Cristae etc. Unter dem Druck der wachsenden Hirnteile bilden sich die Impressiones digitatae an der Innenfläche der Schädelkapsel.

Wie sehr die Konfiguration des Skelettes von der Muskelaktion beeinflußt wird, läßt sich auf experimentellem Wege überzeugend nachweisen, am schönsten, wenn man bei jungen, noch sehr unentwickelten Tieren durch Nervendurchschneidung eine Lähmung und dadurch bedingte Atrophie von einzelnen Muskelgruppen künstlich hervorruft. Nach einiger Zeit zeigt sich auch der Knochenapparat, welcher zu den gelähmten Muskeln in Beziehung steht, teilweise mangelhaft entwickelt.

Als Hyrthle einem jungen Kaninchen bald nach der Geburt den Bewegungsnerv der Gesichtsmuskeln auf der einen Seite durchschnitt, waren nach Jahresfrist, abgesehen von der Muskelatrophie, auch die Kopfknochen der einen Seite in auffallender Weise in ihrem Wachstum zurückgeblieben. Es fehlte ihnen infolge der Muskellähmung, wie Hyrthle erklärend bemerkt, „der Zug und Druck, welcher die lebenden Teile des Knochens zur Tätigkeit anregt und so das normale Wachstum des Knochens veranlaßt".

Digitized by Google

VIERUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

3. Die Erscheinungen der Regeneration und das Ueberleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband.

a) Die Regeneration.

Mit dem Worte Regeneration wird das Vermögen bezeichnet, in Verlust geratene kleinere oder größere Körperteile wieder zu ersetzen. Wie bei den meisten Pflanzen, ist es in hohem Grade auch bei den niederen Tieren, bei Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen entwickelt.

Ein durch TREMBLEYS Untersuchungen bekannt gewordenes, klassisches Beispiel ist Hydra viridis. Je nachdem bei einem Individuum vom schlauchförmigen Körper das vordere oder das hintere Ende durch einen Schnitt abgetrennt ist, bildet sich in wenigen Tagen wieder ein vollkommen normaler Kopf oder Fuß an der entsprechenden Schnittfläche aus. Hat der Experimentator beide Enden zugleich weggeschnitten, so erzeugt das ringförmige Mittelstück Kopf und Fuß wieder neu, und zwar in derselben Weise wie früher zueinander orientiert. Bei einer Halbierung der Hydra ihrer Länge nach vervollständigt sich jede Hälfte wieder zum ganzen Tier.

Mit steigender Höhe der Organisation nimmt im allgemeinen das Regenerationsvermögen ab; doch gibt es selbst unter den Wirbeltieren noch einzelne Abteilungen, in welchen wir zu unserer Verwunderung sehen, daß junge Tiere, wie Triton- oder Salamanderlarven, in Verlust geratene vordere oder hintere Extremitäten, den Schwanz, das Auge etc., nach einiger Zeit wieder ersetzen.

Wodurch wird das bei der Regeneration verwandte Zellenmaterial, so lautet die schwierige Frage, bestimmt, genau die dem Organismus gerade fehlenden Teile wieder zu ersetzen? Von welchen Ursachen hängt es ab, daß Fingerknochen mit ihren Muskeln oder eine Reihe von Schwanzwirbeln oder ein Auge wieder entstehen? Zum Leben können diese Teile zur Not entbehrt werden, wie es ja die Tiere lehren, bei welchen das Vermögen der Regeneration sich nicht mehr in der Neuhervorbringung solcher Teile betätigt.

In allen Fällen, mag es sich um die Regeneration eines einfachen oder eines sehr kompliziert gebauten Organes handeln, ist der Beginn des Prozesses genau derselbe. Es entsteht zuerst ein kleiner Höcker indifferenter Zellen als Anlage des neu zu erzeugenden Teiles, eine Art Knospe, ein Keimgewebe. Ein solches entwickelt sich, wenn das Köpfchen

eines Hydroidpolypen oder der Augenfühler einer Schnecke, wenn die vordere oder die hintere Extremität oder der Schwanz einer Tritonlarve, wenn die Schere eines Krebses durch einen Messerschnitt entfernt worden ist.

In den angeführten Beispielen enthält das Keimgewebe von den abgetrennten Organteilen selbst keinen Rest, aus welchem sie durch einfaches Wachstum wieder hervorgehen könnten. Die Knospe für den Augenfühler der Schnecke enthält keine Spur von Retina- und Pigmentzellen, ebenso die Knospen für die Extremität keine Spur vom Material der Handwurzel- und Fingerknochen mit den zu ihnen gehörigen Muskeln und Sehnen; sie ist also eine vollständige Neubildung; sie bringt, wenn wir den Prozeß weiter verfolgen, die komplizierten Strukturen des zu regenerierenden Körperteiles auf ähnlichem Wege hervor, auf welchem sie während der Ontogenese entstanden sind. Die Knospe besteht daher aus einer plastischen Substanz, welche in ihrem Vermögen am meisten der Substanz der Eizelle gleicht und wie diese mit den spezifischen Eigentümlichkeiten der Tierart, von welcher sie abstammt, ausgerüstet ist.

In einem Punkte aber unterscheiden sich Eizelle und Knospe voneinander: jene bringt einen vollständigen, neuen Organismus aus sich hervor, diese nur einen bald größeren, bald kleineren Teil des Ganzen. Wodurch wird dieser Unterschied im plastischen Vermögen zwischen beiden hervorgerufen? Nach meiner Meinung dadurch, daß die Eizelle sich vom mütterlichen Organismus ablöst oder, wo dies nicht gleich geschieht, sich außer näherer Beziehung zu ihm entwickelt, die Knospe dagegen, in engster Beziehung zum Ganzen bleibend, nicht bloß durch die in ihr selbst gelegenen Kräfte, sondern auch außerdem noch durch ihre Beziehungen zum Ganzen in ihrer Gestaltung bestimmt wird.

Wir nehmen hier zur Erklärung dieselben Vorgänge an, deren Wirksamkeit wir in früheren Kapiteln in einfacheren Fällen schon nachgewiesen haben. Wie die Knospe einer Pflanze ein indifferentes Gebilde ist, das sich zu einer Wurzel oder einem Laubsproß, zu einem Dorn oder einem Blütenstand, zu einem orthotropen Endsproß oder einem plagiotropen Seitensproß entwickeln kann, je nach den Ursachen, die während der Entwicklung auf sie einwirken, und je nach den Beziehungen, in denen die Knospe zu den Nachbarorganen und zum ganzen Pflanzenindividuum steht, in derselben Weise wird auch das Keimgewebe bei der Regeneration von Organen niederer und höherer Tiere in seinem plastischen Vermögen eingeschränkt und in bestimmte Bahnen gelenkt durch die Beziehungen, in welchen es sich zum Gesamtorganismus befindet. Es entwickelt sich verschieden, je nachdem es sich in der Mitte oder am Ende eines Ober- oder Unterschenkelstumpfes oder in der Mitte einer Zehe einer Tritonlarve befindet; durch die Oertlichkeit und durch die Beziehungen, die sich hieraus zum Ganzen ergeben, wird es bestimmt, bald einen größeren, bald einen kleineren Abschnitt der Extremität zu regenerieren.

Was Nägeli von den Wachstumsprozessen der Pflanzen sagt, das gilt auch für die tierischen Regenerationsprozesse. „Es ist, als ob das Idioplasma genau wüßte, was in den übrigen Teilen der Pflanze vorgeht und was es tun muß, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wiederherzustellen.“

Nach der hier entwickelten Auffassung fallen die mit dem Reiz des Geheimnisvollen besonders ausgestatteten Erscheinungen der Re-

Digitized by Google

generation ebenfalls unter den Begriff der Korrelation in seiner allgemeinsten Fassung und mußten daher an dieser Stelle mit besprochen werden.

Durch unsere Erklärung der Regeneration, so unbefriedigende Auskunft sie uns auch für den einzelnen Fall gibt, weil der Einfluß des Ganzen auf die Teile sich einer genauen Analyse und Erkenntnis entzieht, sind wir auf denselben allgemeinen Standpunkt geführt worden, den andere Forscher und besonders H. SPENCER einnehmen. In seinen Prinzipien der Biologie bemerkt SPENCER:

„Die Fähigkeit eines Organismus, sich selbst wieder zu ergänzen, wenn einer seiner Teile abgeschnitten wurde, ist von derselben Art wie die Fähigkeit eines verletzten Kristalls, sich selbst zu ergänzen. In beiden Fällen wird die neu assimilierte Materie so abgesetzt, daß die ursprünglichen Umrisse wiederhergestellt werden. Und wenn wir hinsichtlich des Kristalls annehmen, daß das ganze Aggregat über seine Teile eine gewisse Kraft ausübe, welche die neu integrierten Moleküle zwinge, eine bestimmte Form anzunehmen, so müssen wir bei dem Organismus wohl eine analoge Kraft voraussetzen. Dies ist übrigens nicht eine bloße Hypothese, es ist vielmehr nichts anderes, als ein verallgemeinerter Ausdruck der Tatsachen. Wenn an derselben Stelle, wo das Bein einer Eidechse soeben amputiert wurde, sogleich wieder die Anlage eines neuen hervorsproßt, die, indem sie gewisse Entwicklungsphasen durchläuft, welche denen des ursprünglichen Beines gleichen, endlich eine gleiche Struktur und Gestalt annimmt, so ist es nicht mehr als der einfache Ausdruck dessen, was wir gesehen haben, wenn wir behaupten, daß der Organismus als Ganzes eine solche Kraft über das neu sich bildende Glied ausübt, daß es zur Wiederholung seines Vorgängers wird. Wenn ein Bein wieder hervorsproßt, wo vorher ein Bein war, und ein Schwanz, wo vorher ein Schwanz sich befand, so läßt sich das nur so auffassen, daß die Gesamtkräfte des Körpers die Bildungsprozesse kontrollieren, welche in jedem einzelnen Teile stattfinden."

Ueber die SPENCERsche Ansicht urteilt WEISMANN, daß „die von ihm angenommene Kraft der Spiritus rector oder Nisus formativus früherer Zeiten sei und keine Spur einer mechanischen Erklärung enthielte". Wir urteilen anders und finden in den angeführten Sätzen von SPENCER nur in anderer Weise die Ansicht ausgedrückt, die auch wir hegen, daß die bei der Regeneration sich abspielenden Prozesse als Wachstumskorrelationen zu erklären sind. Wenn diese im einzelnen einer kausalen Analyse auch sehr große Schwierigkeiten entgegensetzen, so verhalten sie sich prinzipiell einer mechanischen Erklärung gegenüber nicht anders als überhaupt biologische Prozesse, wie wir an den verschiedensten Orten uns nachzuweisen bemüht haben. Die Erklärung der Lebensprozesse führt überall schließlich auf dieselben Schwierigkeiten, und es ist im Grunde genommen nur eine aus Gewöhnung entsprungene Einbildung, wenn wir glauben, andere Lebensprozesse besser zu verstehen. —

Unsere Kenntnisse von den Vorgängen der Regeneration im Tierreich sind im letzten Jahrzehnt durch zahlreiche Einzeluntersuchungen wesentlich gefördert worden. Wir unterlassen es, auf dieselben an dieser Stelle noch näher einzugehen, da hierüber zwei vorzügliche zusammenfassende Lehrbücher erschienen sind: 1) die 1901 veröffentlichte und später auch in deutscher Uebersetzung herausgegebene Schrift von

Digitized by Google

T. H. MORGAN: „Regeneration", und 2) das mit zahlreichen Abbildungen ausgestattete Buch von KORSCHELT: „Regeneration und Transplantation". Auch was die sehr umfangreiche Literatur betrifft, sei hier auf beide Werke verwiesen.

4. Die Erscheinungen der Heteromorphose.

Der Regeneration in mancher Hinsicht nahe verwandt, in anderer Beziehung aber von ihr auch wieder etwas verschieden ist die Heteromorphose. Nach der Definition von LOEB, welcher zuerst den Begriff für die Tiere aufgestellt hat, werden bei der Heteromorphose verloren gegangene Teile durch andere Teile, welche von den verlorenen nach Form und Funktion verschieden sind, ersetzt, oder es werden infolge äußerer Eingriffe neue Organe an Körperstellen gebildet, wo sie unter normalen Bedingungen nicht hingehören und nicht gebildet werden können. Während also bei der Regeneration eine Erzeugung von Gleichartigem stattfindet, handelt es sich bei der Heteromorphose um die Erzeugung von Ungleichartigem.

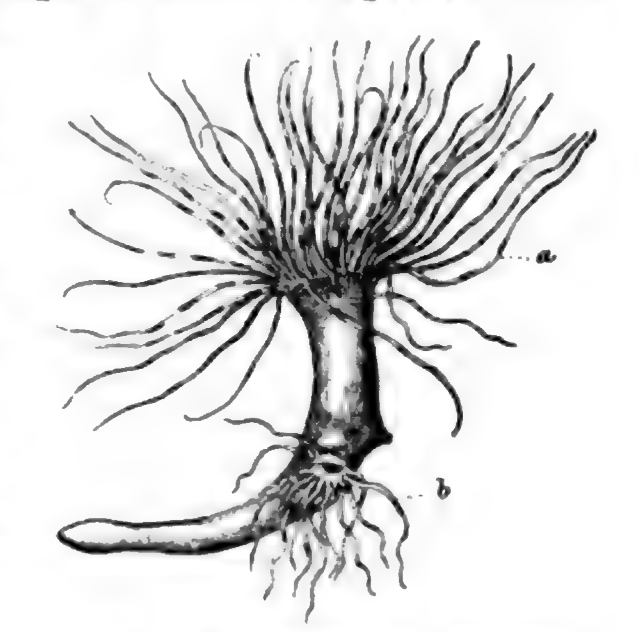


Fig. 452. **Cerianthus membranaceus**, bei welchem sich infolge eines Einschnittes eine zweite Mundöffnung angelegt hat. Nach LOEB. *a* Tentakeln in der Umgebung der natürlichen Mundscheibe, *b* solche an der künstlich gebildeten Oeffnung.

Was die Zellen eines sich bildenden Keimgewebes plötzlich bestimmt, zu diesem oder jenem Organ, welches in der betreffenden Körpergegend vorher niemals vorhanden war, auszuwachsen, liegt ebensowenig wie der Vorgang bei der Regeneration deutlich zutage. Wir können sagen, daß das Keimgewebe durch einen äußeren Eingriff in veränderte Beziehungen zu den Nachbarteilen und zum Gesamtorganismus gebracht und infolgedessen zu verändertem Wachstum gereizt wird. Aus diesem Grunde besprechen wir auch die Heteromorphose neben der Regeneration in dem die Korrelationen behandelnden Kapitel.

Um uns in die höchst eigenartigen, aus dem Bereich des Normalen heraustretenden und dadurch besonders auffällig werdenden Wachstumskorrelationen einen Einblick zu verschaffen, diene eine Analyse von fünf Beispielen, die bemerkenswerte Verschiedenheiten darbieten.

LOEB hat bei einer Seerose, Cerianthus membranaceus, unterhalb des Mundes die Körperwand durch einen Schnitt geöffnet und das Zuwachsen der Oeffnung künstlich verhindert. Infolge des Eingriffes wuchsen an dem nach abwärts gekehrten Rand der Schnittöffnung äußere und innere Tentakeln in großer Zahl hervor (Fig. 452). Auch eine Mundscheibe legte sich an. LOEB hatte demnach auf künstlichem Wege ein Tier mit zwei Mundenden oder zwei Köpfen erzeugt; auch konnte er in derselben Weise Tiere mit drei und mehr übereinander gelegenen Köpfen herstellen.

Digitized by Google

Im Prinzip ähnlich ist das zweite Beispiel, welches eine solitäre Ascidie, Cione intestinalis, betrifft, also ein Tier, das sich schon durch einen höheren Grad von Organisation auszeichnet.

Bei der Cione (Fig. 453 A und B) ist sowohl der Rand ihrer Mundöffnung wie ihrer Kloake mit zahlreichen, einfach gebauten Augenflecken (Ocellen) versehen. Als nun Loeb in einiger Entfernung entweder von der Mundöffnung (Fig. 453 A) oder von der Auswurfsröhre neue Schnittöffnungen (*a*) anlegte, bildeten sich an den Schnitträndern nach einiger Zeit Ocellen aus. Dann wuchs die künstlich erzeugte Mundöffnung (Fig. 453 B) nach außen zu einer Röhre (*a*) hervor, die meist die normale Röhre noch an Länge übertraf. „Macht man gleichzeitig bei demselben Tiere an verschiedenen Stellen Einschnitte, so können gleichzeitig mehrere neue Röhren entstehen."

Die beiden Experimente haben das Gemeinsame, daß durch den Einschnitt die Zellen in der Umgebung der Oeffnung, welche bis zur Verheilung der Schnittränder am Zuwachsen verhindert wird, in eine Summe von Bedingungen versetzt sind, wie sie sich in ähnlicher Weise an den Mundrändern vorfinden. Ektoderm und Entoderm gehen hier

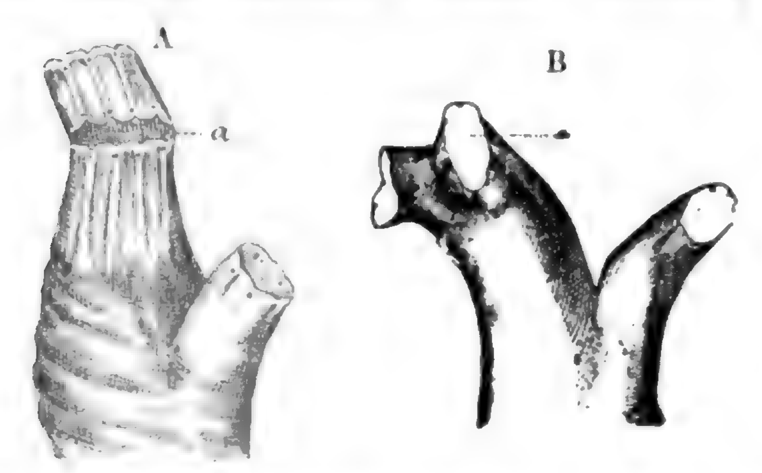


Fig. 453 A und B. **Cione intestinalis.** Nach Loeb. A Die orale Röhre wurde nahe der Mundöffnung bei *a* eingeschnitten; an der künstlich erzeugten Oeffnung bildeten sich Ocellen. B Das in A dargestellte Tier einige Wochen später; aus der Schnittstelle ist eine neue Röhre (*a*) hervorgewachsen. Natürliche Größe.

wie dort unmittelbar ineinander über. Flüssigkeit und feste Körper können ebenfalls durch die neugebildete Oeffnung in den Darmkanal ein- und austreten. Kurz und gut, unter ähnlichen Bedingungen wird die plastische Substanz an den Rändern der künstlich hergestellten Oeffnung zu gleichen Bildungen angeregt, wie sie an der normal entwickelten Mundöffnung für die betreffende Tierart charakteristisch sind. Bei Cerianthus entstehen Tentakelkränze und ein Nervenring, bei Cione zahlreiche Augenflecke.

Da die Schnittfläche, in welcher bei Cerianthus Tentakeln, bei Cione Ocellen ihren Ursprung nehmen, fast an jeder Stelle des Körpers und in den verschiedensten Richtungen angelegt werden kann, so muß man mit logischer Notwendigkeit hieraus den Schluß ziehen, daß sich an allen diesen Stellen des Körpers plastisches Material findet, welches so komplizierte Organe, wie Tentakeln, Nervenring, Ocellen, in der für die betreffende Tierart typischen Weise auch am unrechten Ort hervorzubringen imstande ist. Im Körper eines Cerianthus, einer Cione etc. verhält sich jeder kleinste Teil in seinem Bildungsvermögen, das unter normalen Verhältnissen nicht zur Aeußerung kommen kann, wie jeder kleinste Teil eines Weidenzweiges, an welchem an jeder künstlich erzeugten Querschnittsfläche Knospen entstehen und zu Wurzeln oder

Digitized by Google

Laubsprossen auswachsen können. Was für Neubildungen im einzelnen Fall entstehen, hängt überall von der besonderen Art der plastischen Substanz (Idioplasma) und von der Art der äußeren und inneren Bedingungen ab, welche auf sie als Bildungsreize einwirken.

Ein drittes Beispiel liefern uns die Planarien, ein Objekt, welches schon älteren Forschern (DUGÈS etc.) durch sein hohes Regenerationsvermögen bekannt war und jetzt wieder den amerikanischen Physiologen VAN DUYNE, MORGAN u. a. zu Experimenten gedient hat.

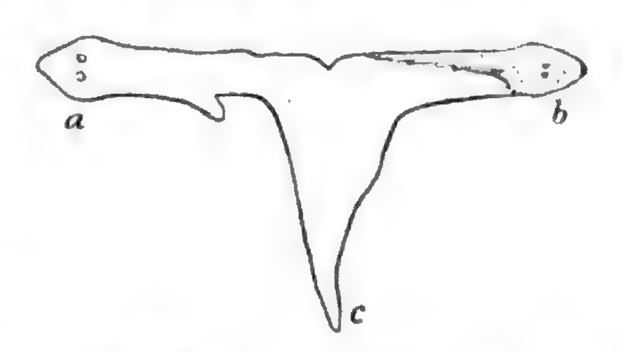


Fig. 454. **Eine künstlich erzeugte Planarie mit zwei Köpfen.** Nach J. VAN DUYNE.

VAN DUYNE hat am lebenden Tiere bald in dieser, bald in jener Richtung tiefere Einschnitte in das Körperparenchym gemacht und die Wundränder, welche vom Schnittwinkel aus leicht und rasch wieder zusammenzuheilen streben, durch öfters wiederholtes Auseinanderziehen getrennt erhalten. Auf diese Weise lassen sich Neubildungen von Organen, Verdoppelungen von Kopf- und Schwanzenden erzeugen.

An dem in der Textfig. 454 dargestellten Tier ist infolge eines tiefen Einschnittes, welcher hinter dem Kopf in schräger Richtung in den Rumpf vorgenommen wurde, eine regelrechte Duplicitas anterior entstanden. Es hat nämlich der eine Lappen des Schnittes einen vollständigen Kopf (*b*) neu erzeugt, eine eigene Mundöffnung, zwei neue

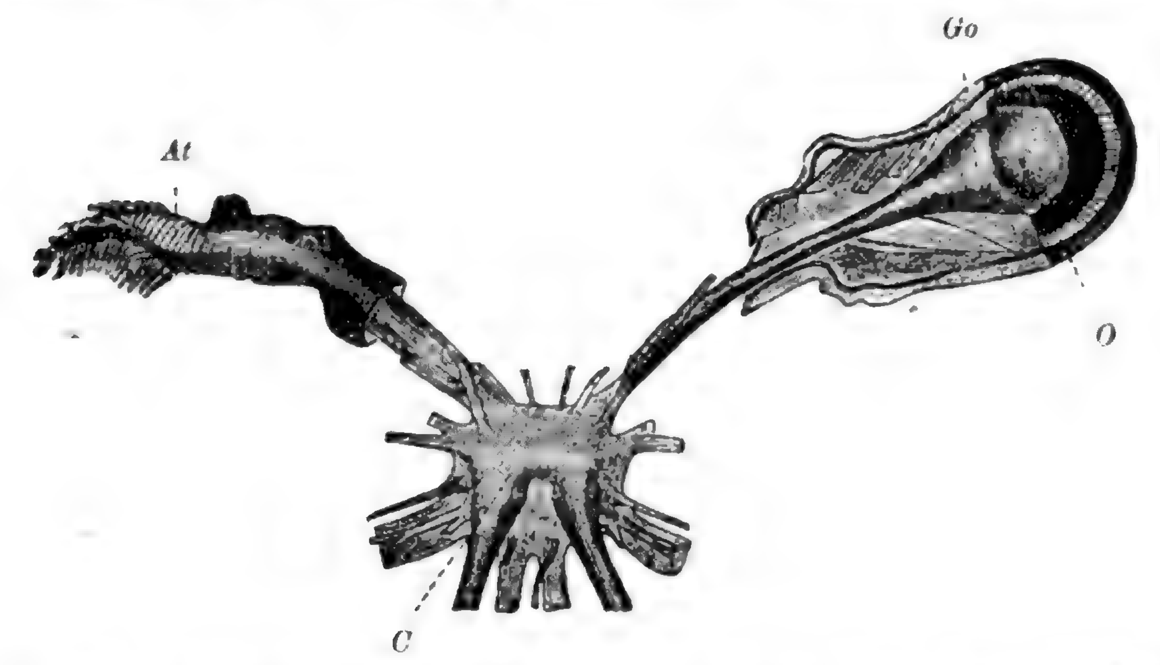


Fig. 455. **Heteromorphose bei Palinurus vulgaris.** Links ist eine Antennula statt eines Auges regeneriert. *C* Gehirn, *Go* Ganglion opticum, *At* Antennula, *O* Auge. Nach HERBST.

Augenflecke etc. An allen operierten Tieren ist das neugebildete Gewebe durch seinen geringen Pigmentgehalt leicht kenntlich. Es ist in der Textfig. 454 punktiert dargestellt, während das ursprüngliche Tier unpunktiert gelassen ist.

Digitized by Google

Wie man durch Einschnitte in der Nähe des Kopfendes zwei Köpfe, so kann man auch durch Spaltung des Schwanzendes zwei Schwänze hervorrufen.

Das vierte Beispiel betrifft eine sehr auffällige Heteromorphose, welche HERBST durch einen experimentellen Eingriff bei der Crustacee Palinurus vulgaris erhalten hat. Als er auf der einen Seite des Tieres das Auge entfernte, das am Kopf auf einem Stiel beweglich angebracht ist, stellte er zu seiner Ueberraschung fest, daß jetzt nicht wieder ein gestieltes Auge, wie zu erwarten war, regenerierte, sondern anstatt dessen ein kleiner Fühler, dessen Nervenfasern dem wieder ergänzten Nervus opticus der operierten Seite angehörten (Fig. 455).

Fig. 456. **Meridionalschnitt durch ein Auge einer Tritonlarve**, 13 Tage nach der Operation (Entfernung der Linse). Nach ERIK MÜLLER. *L* Linsenblase; *C* geheilte Cornealwunde.

Als fünftes Beispiel wählen wir eine sehr interessante Heteromorphose, welche zugleich noch dadurch an Bedeutung gewinnt, daß sie sich auf ein Wirbeltier bezieht. Wie durch die verdienstvollen Experimente von dem Italiener COLUCCI, von WOLFF, ERIK MÜLLER, FISCHEL, WACHS u. a. festgestellt worden ist, regeneriert sich die Linse von jungen Tritonlarven wenige Wochen, nachdem sie durch eine Art Staroperation vollständig, doch ohne weitere Beschädigung des Auges

Fig. 457. Fig. 458.

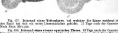


Fig. 457. **Irisrand einer Tritonlarve, bei welcher die Linse entfernt ist.** Am Rand hat sich ein neues Linsensäckchen gebildet. 12 Tage nach der Operation. Nach ERIK MÜLLER.

Fig. 458. **Irisrand eines ebenso operierten Tieres.** 13 Tage nach der Operation. Vom hinteren Rand des Linsensäckchens bildet sich Linsensubstanz. Nach ERIK MÜLLER. *I* Durchschnitt durch die Iris; *A* vordere, *B* hintere Wand des Linsensäckchens.

entfernt worden ist. Die neu sich bildende Linse stammt hierbei, was wir durch eigene Kenntnisnahme der Präparate als vollkommen sicher bestätigen können, weder von einem etwa zurückgebliebenen Rest der alten

Digitized by Google

Linse ab, die meist in toto durch die Schnittöffnung nach außen entleert wird, noch stammt sie von dem Hornhautepithel ab, an welches man, im Hinblick auf die normale Entwicklung, zunächst denken wird. Vielmehr führt die neue Anlage ihren Ursprung auf das Epithel des Irisrandes (Fig. 456—459), d. h. auf den Rand des sekundären Augenbechers zurück; sie entwickelt sich also durch eine ganz offenbare Heteromorphose aus einem Zellenmaterial, das von der Wand des primären Vorderhirnbläschens herrührt und das in der ganzen Reihe der Wirbeltiere zu der Linsenanlage niemals in irgendeiner Beziehung gestanden hat.

Noch merkwürdiger aber wird die Heteromorphose dadurch, daß die Umwandlung eines Teils des Randes des Augenbechers in eine Linse sich in sehr ähnlicher Weise vollzieht, wie die normale Entwicklung der Linse aus dem äußeren Keimblatt (Fig. 456—459). Aeußeres und inneres

Fig. 459. **Vollständig neu regulierte Linse einer wie in Fig. 457 und 458 operierten Tritonlarve.** 40 Tage nach der Operation. Nach ERIK MÜLLER.

Blatt des Augenbechers, aus welchem die vorhandenen Pigmentkörnchen allmählich ganz schwinden, weichen an einer kleinen Stelle des oberen Randes auseinander. Es bildet sich so aus ihnen ein kleines Linsensäckchen (Fig. 457). An seiner hinteren Wand wachsen die Zellen zu langen Linsenfasern aus, während aus den Zellen der vorderen Wand das Linsenepithel entsteht (Fig. 458).

Im Laufe der weiteren Differenzierung löst sich die Linsenanlage vom Irisrand ganz ab und wird regelrecht in die Mitte der Pupille aufgenommen (Fig. 459).

Auch in unserem fünften Beispiel verhält sich das Zellenmaterial des Irisrandes wie ein indifferentes Keimgewebe, welches unter den veränderten Bedingungen infolge unbekannter Reize ein Vermögen gewinnt, welches wir den Zellen dieser Gegend im ganzen Stamm der Wirbeltiere gewöhnlich nicht innewohnen sehen.

Ueberblicken wir noch einmal die in diesem Kapitel beschriebenen und die sonst noch in der Literatur bekannt gewordenen Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose, so können wir unser Urteil

Digitized by Google

über sie in Uebereinstimmung mit den Grundgedanken, die in diesem Buche aufgestellt worden sind, jetzt noch dahin zusammenfassen:

Die aus Zellen zusammengesetzte lebende Substanz besitzt wie der Kristall das allgemeine Vermögen, verloren gegangene Teile entweder wieder in der ursprünglichen Weise neu zu erzeugen (einfache Regeneration) oder sie unter veränderten Bedingungen durch andere, diesen entsprechende Organe zu ersetzen (Heteromorphose). Das allen Teilen eines Organismus anhaftende Vermögen erklärt sich daraus, daß jede Zelle des Körpers als Mitgift der Artzelle, von der sie abstammt, Idioplasma oder Anlagesubstanz enthält, welche Träger aller allgemeinen Arteigenschaften ist.

Für gewöhnlich ist in der lebenden Substanz das Vermögen zur Regeneration nur latent vorhanden; es bedarf in jedem Fall zu ihrer Verwirklichung erst des Eintritts besonderer Bedingungen, welche im Organismenreich offenbar bald einfacher Art, bald komplizierter und schwieriger herzustellen sind. Unter ihnen ist eine der wichtigsten die Verstümmelung des Organismus. Sie gibt für gewöhnlich den ersten Anstoß und scheint in vielen Fällen allein schon hinzureichen, daß sich das Regenerationsvermögen betätigen kann. In anderen Fällen indessen wirken andere Bedingungen wohl dem durch die Verstümmelung gesetzten Reiz hemmend entgegen. Die größere Komplikation der Organisation und die mit ihr gewöhnlich einhergehende, stärker durchgeführte Integration der einzelnen Gewebe und Organe, ihre größere Unterordnung unter die Herrschaft des Ganzen, vielleicht auch eine mit dem höheren Grad der geweblichen Differenzierung verbundene Abnahme in der Zeugungskraft der Elementarteile, scheinen solche Hindernisse abzugeben.

Hieraus würde es sich erklären, daß das Regenerationsvermögen bei den Pflanzen und den am niedrigsten organisierten Tieren am größten ist, dagegen mit steigender Organisation im allgemeinen abzunehmen beginnt und schließlich scheinbar fast ganz schwindet, wie bei den Vögeln und Säugetieren. Wir sagen: scheinbar schwindet. Denn nach unserer Ansicht ist auch hier an den verletzten Stellen Anlagesubstanz, wie in anderen Fällen, wo Regeneration stattfindet, vorhanden; nur kann sie nicht in Wirksamkeit treten, weil im gegebenen Fall nicht alle hierzu erforderlichen Bedingungen erfüllt oder irgendwelche Hemmungen vorhanden sind.

Wie von einer einzigen Bedingung das Ausbleiben oder der Eintritt eines Entwicklungsprozesses abhängen kann, haben uns manche Beispiele in den vorausgegangenen Kapiteln gelehrt. Ein Polypenstöckchen von Eudendrium racemosum — worauf noch einmal hingewiesen sei — regeneriert im Licht in wenigen Tagen die abgeschnittenen Polypenköpfchen, während es, im Dunkeln gehalten oder nur durch rote Strahlen beleuchtet, auch nach vielen Wochen kein einziges wieder zu erzeugen vermag, aber, ins volle Licht gebracht, das Versäumte rasch nachholt (p. 582).

Von dem eben begründeten Standpunkt aus können wir nicht die von anderer Seite entwickelte Ansicht teilen: „es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch

Digitized by Google

speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte". Im Gegensatz hierzu erblicken wir in dem Regenerationsvermögen der Organismen eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz, welche nicht erst durch Selektion und Anpassung in jedem einzelnen Fall erworben zu werden brauchte.

b) Das Ueberleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband.

Daß einzelne Zellen oder Gruppen von solchen nach ihrer Loslösung vom vielzelligen Organismus erhaltungs- und lebensfähig sind, lehren die Erscheinungen der Zeugung. Abgetrennte Keimzellen dienen als Mittel zur Erhaltung der Art, indem sie als Anlage die Potenz zur Hervorbringung des ganzen Organismus wieder besitzen. Die Fähigkeit, im einzelligen Zustand über kürzere oder längere Zeit sich lebend zu erhalten, ist im Pflanzen- und Tierreich eine sehr verschiedene. Sporen von Pilzen und Algen sind häufig gegen äußere Schädlichkeiten viel widerstandsfähiger als die aus ihnen sich entwickelnden, vegetativen Zustände; auch können sie als Dauersporen in einem Ruhezustand mit einer Vita minima während vieler Jahre verharren. Dagegen sind tierische Eier und Samenfäden nach ihrer Abtrennung aus den Geschlechtsorganen nur kurze Zeit erhaltungsfähig, und nur durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung entgehen sie dem sonst sicheren und rasch eintretenden Untergang. Eier mariner Tiere finden im Meerwasser ein Medium, welchem ihre Organisation, wie die weitere Entwicklung lehrt, in jeder Beziehung angepaßt ist. Trotzdem beginnen sie nach ihrer Ablage im reifen Zustand ohne Befruchtung bald abzusterben. Bei reifen Seeigeleiern, die in einer Schale mit Meerwasser unbefruchtet aufbewahrt werden, kann man leicht von Stunde zu Stunde verfolgen, wie sich ihre normale Beschaffenheit verändert und ihre Lebensfähigkeit Schaden erleidet, schon zu einer Zeit, wo man bei stärkster mikroskopischer Vergrößerung keine Spuren irgendwelcher Veränderung an ihnen wahrnimmt. Die durch den Aufenthalt im Meerwasser eintretende Schädigung läßt sich indessen leicht durch Vornahme der Befruchtung feststellen, da diese, je später sie nach der Eiablage erfolgt, in immer zahlreicher werdenden Fällen zu Polyspermie und der mit ihr verbundenen pathologischen Entwicklung führt. Die Schädigung, die auch als Ueberreife der Eier bezeichnet wird, läßt sich später noch an inneren Veränderungen mikroskopisch wahrnehmen, an einer Größenzunahme des Eikerns, am Auftreten größerer Nukleolen, an einem Körnigwerden des Protoplasma etc.

Forelleneier bleiben etwa 3 Tage in normaler Weise befruchtungsfähig, wenn sie beim Streichen des Weibchens in einem Gefäß ohne Zusatz von Wasser aufbewahrt werden. In manchen Tierabteilungen machen Eier, wenn sie nicht befruchtet worden sind, einen Ansatz zu parthenogenetischer Entwicklung durch, wie sie hier und da bei Wirbellosen und Wirbeltieren, bei diesen seltener als bei jenen, beobachtet worden ist. Die rudimentäre Parthenogenese ist aber hier nur der Vorläufer des bald eintretenden Todes und ein Anzeichen dafür, daß das reife Ei ohne Eintritt der Befruchtung doch nicht alle Bedingungen zu einer lebenskräftigen Entwicklung besitzt.

Ob auch Samenfäden einen Zustand der Ueberreife erleiden, wenn nach ihrer Loslösung aus dem Keimepithel eine zu lange Zeit verstreicht, ehe sie zur Befruchtung verwandt werden, ist noch nicht in genügender Weise aufgeklärt, ebensowenig wie lang bei einer bestimmten Tierart ihre

Digitized by Google

Lebensfähigkeit zu bemessen ist. Gegen Veränderungen des umgebenden Mediums sind sie im allgemeinen ebenso empfindlich wie die Eier. Während sie in der Samenblase oder bei Fischen in der serösen Flüssigkeit der Leibeshöhle längere Zeit befruchtungsfähig bleiben und während die Fischmilch nach dem Streichen des Männchens in einem Gefäß ohne Zusatz 2 Tage aufbewahrt werden kann, ohne ihre Verwertbarkeit zur künstlichen Befruchtung zu verlieren, sterben sie bei ihrer Entleerung in das Wasser rasch ab, bei Fischen schon in Bruchteilen einer Minute, beim Frosch in 5—15 Minuten. Länger bleiben die Samenfäden von marinen Tieren im Meerwasser befruchtungsfähig. Auch bei Fischen und Amphibien wird durch Zusatz von 0,2—0,3 Proz. Kochsalz zum Süßwasser die Zeit, in welcher die Samenfäden beweglich bleiben, in günstiger Weise beeinflußt. Bei Tieren mit innerer Befruchtung bleibt der Samen zuweilen im Sekret der weiblichen Ausführungsgänge ganz ausnehmend lange erhalten. So ist von den Fledermäusen bekannt, daß der Samen in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch in einem zur Befruchtung geeigneten Zustand vorgefunden wird, und vom Huhn weiß man, daß es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Auch größere und kleinere Gewebs- und Organstückchen sterben nach ihrer Abtrennung vom Organismus nicht sofort ab; sie verharren noch in einem Zustand des Ueberlebens. Bei niedriger organisierten Pflanzen und Tieren fahren abgetrennte Teile fort durch Vermehrung ihrer Zellen zu wachsen, oder sie können in manchen Fällen sich sogar wieder zum Ganzen ergänzen, wie in dem Abschnitt über Regeneration schon besprochen worden ist. Aehnlich verhalten sich die ersten Embryonalstadien vieler Eier, die man während der Zwei-, Vier- und Achtteilung in ihre Komponenten zerlegen kann, deren jede sich zu teilen fortfährt und sich jetzt zu einem ganzen Organismus von halber, Viertel- oder Achtelgröße entwickelt (siehe p. 616—618).

Auf die größten Schwierigkeiten stößt die Erforschung der Vita propria bei den abgetrennten Gewebsstückchen warmblütiger Wirbeltiere. Hört doch mit der Abtrennung nicht nur die Ernährung durch das durchströmende Blut, sondern auch die für das betreffende Tier normale Körpertemperatur auf. Zwei Methoden versprechen indessen auch auf diesem Gebiet einiges Licht zu verbreiten, 1) die Transplantation, und 2) die Deckglaskultur (Explantation).

Was die erste Methode betrifft, so haben pathologische Anatomen und Chirurgen schon häufig Experimente darüber angestellt, wie viele Tage und Wochen Epithel-, Periost- oder andere Gewebsstückchen, wenn sie nach ihrer Abtrennung unter geeigneten Bedingungen, vor Fäulnis geschützt, aufbewahrt werden, noch lebend bleiben, obwohl sie der Ernährung durch den Blutkreislauf entbehren. Die Prüfung, ob sie noch am Leben sind, wird bei derartigen Experimenten in der Weise ausgeführt, daß die aufbewahrten Gewebsstüchen wieder einem artgleichen lebenden Tier an geeigneter Stelle nach bestimmter Zeitdauer implantiert werden. Ob die Implantate noch lebend oder abgestorben sind, muß sich bei weiterer Beobachtung dann daran erkennen lassen, daß sie im ersten Fall wachsen und Zellteilungen zeigen, während sie im anderen Fall vom Wirtsgewebe als ein toter Fremdkörper unter Ansammlung von Leukocyten resorbiert werden. Trotz zahlreicher Untersuchungen ist die Frage noch wenig geklärt. An der Zuverlässigkeit und Richtigkeit mancher Literaturangaben sind Zweifel gewiß gerechtfertigt. Denn es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob das wachsende Gewebe vom

Digitized by Google

Transplantat oder vom Wirt herrührt. Daß indessen eine Vita propria an isolierten Gewebsstückchen auch bei warmblütigen Wirbeltieren lange Zeit bestehen kann, haben in einer einwandfreien Weise P. EHRLICH (1906), MICHAELIS (1905), O. HERTWIG und POLL (1907) in ihren Untersuchungen an Mäusecarcinomen festgestellt.

EHRLICH hat Stücke eines Mäusetumors in einem Kältespind bei 8—22° unter Null 2 Jahre lang aufbewahrt, und als er Teilchen desselben auf 60 Mäuse überimpfte, beobachtet, daß wenigstens in einem Fall sich aus dem Transplantat in 2 Monaten ein Tumor von Kirschgröße entwickelte, der dem Typus der Ausgangsgeschwulst, einem alveolären Carcinom, vollkommen entsprach. Noch viel günstigere Ergebnisse erhielten HERTWIG und POLL bei ihren in größerem Maßstab planmäßig durchgeführten Experimenten.

Die unter strenger Beobachtung der Vorschriften der Asepsis herauspräparierten Mäusetumoren wurden sofort in sterile Gaze eingehüllt und in Petrischalen eingeschlossen, die zuvor durch Hitze sterilisiert worden waren. Um einen Wasserverlust der Gewebe durch Eintrocknung zu vermeiden, wurden die Glaswände mit einigen Tropfen abgekochten Wassers befeuchtet. Die Petrischalen wurden in einem Eisschrank, dessen Temperatur zwischen 0° und + 2° C schwankte, in 3 Versuchen 5, 11 und 18 Tage aufbewahrt. Im ersten Fall entwickelten sich kleine Stückchen des im Eisschrank aufbewahrten Tumors, als sie auf 20 weiße Mäuse überimpft wurden, bei 13 Tieren nach Ablauf mehrerer Wochen zu entsprechenden Geschwülsten, die in einigen Fällen die riesige Größe einer Walnuß erreichten. Bei 11 Tage langer Aufbewahrung ergab die Transplantation noch 72,6 Proz. positive Resultate. Von 15 weißen Mäusen wurden 11 mit Carcinom infiziert. Im dritten Fall wurden Tumorstückchen auf 7 Mäuse transplantiert, von denen 4, einige erst nach längerer Zeit, krebskrank wurden. Somit lieferte auch dieser Versuch noch 56 Proz. erfolgreiche Ueberimpfungen, trotzdem der Tumor 18 Tage lang außerhalb des lebenden Körpers aufbewahrt worden war. In den 3 Versuchen ließ sich beim Vergleich mit normalen Transplantationen feststellen, daß in der ersten Zeit nach der Ueberimpfung die angehenden Keime von Geschwülsten, die längere Zeit im Eisschrank aufbewahrt worden waren, sehr langsam wuchsen und erst später ein rascheres Tempo einschlugen derart, daß schließlich auch auf diesem Wege noch „Riesentumoren“ entstanden. Durch die Transplantationsmethode hat sich somit der sichere Beweis einer Vita propria von langer Dauer erbringen lassen. Größere oder kleinere Zellgruppen bleiben ohne Frage in isolierten Geschwulststückchen, trotzdem sie von Blut und Säften nicht mehr durchströmt werden, am Leben und werden unter günstigen Bedingungen wieder zum Ausgangspunkt von Geschwülsten, in denen sich die charakteristischen Eigenschaften des ursprünglichen Ausgangstumors Punkt für Punkt erhalten finden.

Die zweite Methode, die Deckglaskultur, ist im letzten Jahrzehnt von den amerikanischen Forschern HARRISON und LEWIS, CARREL und BURROW ausgearbeitet worden. Ihr Ziel war, auch ohne das Hilfsmittel der Transplantation kleine Stückchen von Organen und Geweben kalt- und warmblütiger Wirbeltiere nach ihrer Abtrennung vom Tier nicht nur während längerer Zeit am Leben zu erhalten, sondern auch in der Kultur zu selbständigem Wachstum zu bringen. HARRISON wollte bei Vornahme seiner Versuche namentlich das Wachstum und die Differenzierung von kleinen, lebenden Organteilen undifferenzierter Amphibienlarven, in erster Linie aber die Entwicklung der Nervenfasern an mikro-

skopischen Präparaten verfolgen. Von Froschlarven, bei denen das Medullarrohr zum Verschluß gekommen war und ebenso wie die Mesodermsegmente noch aus undifferenzierten, embryonalen Zellen zusammengesetzt ist, entnahm er mit sorgfältig sterilisierten Instrumenten unter dem Präpariermikroskop kleine Organstückchen, einen Teil des Hirn- oder Nervenrohrs, oder der Mesodermsegmente, oder ein Nasengrübchen und übertrug es auf ein Deckgläschen in einen Tropfen Lymphe, der unter strenger Einhaltung der Regeln der Asepsis mit einem Kapillarröhrchen aus einem Lymphsack eines erwachsenen und anästhetisch gemachten Frosches entnommen wird. Das Deckgläschen wird dann umgekehrt über die Vertiefung eines hohlgeschliffenen Objektträgers gelegt und durch Ueberstreichen seiner Ränder mit flüssigem Paraffin befestigt. Da die Lymphe rasch gerinnt, wird das embryonale Gewebsstückchen in seiner Lage im Tropfen festgehalten; zugleich befindet es sich in einem ihm adäquaten, indifferenten Medium und in einer hermetisch abgeschlossenen Luftkammer, in welcher ihm ein kleiner Vorrat von Sauerstoff zur Verfügung steht. Der gute Erfolg des Verfahrens hängt lediglich davon ab, daß keine Bakterien und Pilzsporen bei Anfertigung des Präparates mit in die eingeschlossene Kammer hineingeraten und in der Lymphe einen geeigneten Nährboden zur Vermehrung finden. Daher müssen nicht nur alle Instrumente, Scheren, Messer, Nadeln, Pipetten, Objektträger, Deckgläschen, im Heißluftsterilisator desinfiziert werden, sondern es muß auch der Frosch, dem man die Lymphe entnimmt, möglichst bakterienrein gemacht werden.

Auf diese Weise konnten in einigen absolut steril gebliebenen Präparaten die Gewebe von jungen Froschembryonen und Larven über 5 Wochen und in vielen Fällen wenigstens 1—2 Wochen am Leben erhalten werden. Daß dies wirklich der Fall ist, läßt sich durch Beobachtung verschiedenartiger Lebenserscheinungen, wie Vermehrung, amöboide Bewegung und Differenzierung einzelner embryonaler Zellen, feststellen. Vom Rand des Organstückchens sieht man nicht nur Zellstränge in die Lymphe hineinwachsen, sondern auch einzelne Zellen sich abtrennen und unter amöboider Veränderung ihrer Form durch die Lücken im Fibringerinnsel fortwandern. Zellen der Muskelplatte, die von dem Froschembryo vor Eintritt der Differenzierung isoliert wurden, haben noch im höchst möglichen Grad die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung. Es läßt sich in ihnen die Bildung von typisch quergestreiften Muskelfibrillen verfolgen, da man die Untersuchung an den Deckglaspräparaten mit homogener Wasserimmersion (Zeiss D*) leicht vornehmen kann. An Zellen, die aus dem Nervenrohr ausgewandert sind, kann man die Bildung von Pigment und amöboide Veränderung ihrer Form im Laufe mehrerer Tage beobachten. Die auffälligsten Veränderungen aber bieten embryonale Nervenzellen dadurch dar, daß an ihnen gewöhnlich einen Tag nach Anfertigung des Präparates einzelne Ausläufer hervorzuwachsen beginnen, die sich Nervenfasern vergleichen lassen. Diese Ausläufer erreichen nicht nur nach einiger Zeit eine erhebliche Länge, sondern verzweigen sich auch mehrfach dichotomisch. An ihren freien Enden sind sie verdickt und mit vielen feinsten Ausstrahlungen versehen, die sich durch amöboide Bewegungen von 5 zu 5 Minuten in ihrer Form und Anordnung verändern.

In einem genau beobachteten Fall, den Harrison als typisch bezeichnet, gestaltete sich der Hergang folgendermaßen. Einen Tag nach der Isolation eines Stückes vom embryonalen Nervenrohr erschien an seinem Rand ein 90 μ langer, von einer Zelle ausgehender Fortsatz von hyalinem

Protoplasma (Fig. 460). 8 Stunden später waren noch 3 weitere Fasern mit verzweigten, ihre Form rasch verändernden Enden unterscheidbar geworden. Ihre durchschnittliche Länge betrug jetzt 220 μ. Nach abermals 12 Stunden hatten einige Nervenfortsätze schon eine Länge von 480 μ und 11 Stunden später von 600 μ erreicht. Wieder nach einem halben Tag maß die längste Faser, nachdem sie seit der letzten Messung 557 μ zugenommen hat, im ganzen 1,55 mm. Auch an einzelnen Zellen, die bei der Präparation in der Lymphe vollständig isoliert worden waren, konnte die Bildung langer verzweigter Fortsätze in ähnlicher Weise studiert werden (Fig. 461).

Fig. 460. **Deckglaskultur eines Stückchens vom abgetrennten Medullarrohr eines 3,3 mm langen Embryos von Rana palustris.** Nach $25^1/_2$ Stunden ist eine Nervenfaser mit verdicktem und verzweigtem Ende hervorgewachsen. Nach HARRISON.

Die Beobachtungen von HARRISON hat BRAUS durch Herstellung entsprechender Deckglaskulturen im hängenden Lymphtropfen nicht nur bestätigt, sondern auch auf andere embryonale Organe ausgedehnt. So gelang es ihm, pulsierende Herzen jüngster Froschlarven zu isolieren und in der geschlossenen Glaskammer länger als eine Woche derart am Leben zu erhalten, daß sie rhythmisch zu schlagen fortfuhren, sich sogar vergrößerten und ihre Form durch typische Wachstumsprozesse ein wenig veränderten.

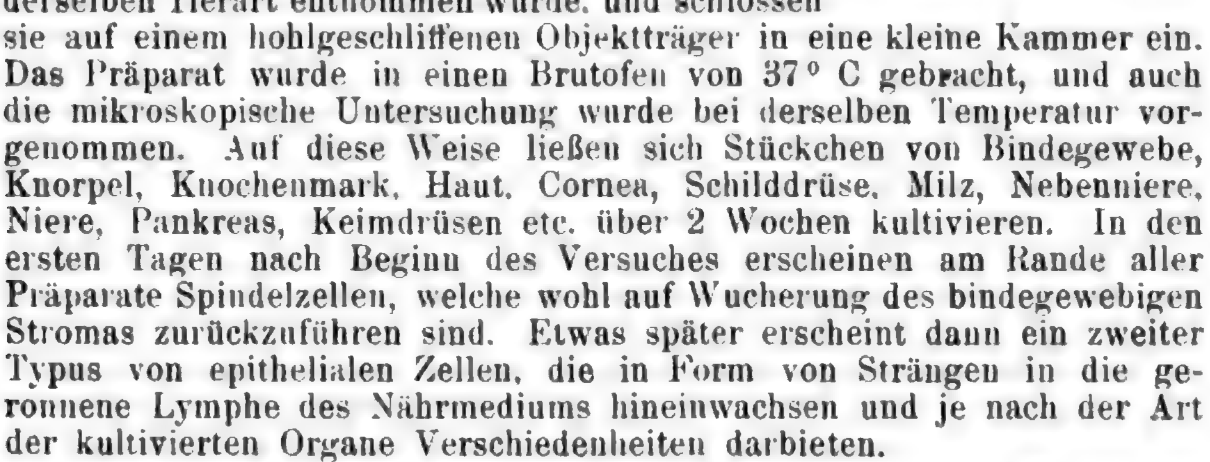


Fig. 461. **52 Stunden alte Deckglaskultur einer vom abgetrennten Medullarrohr isolierten Nervenzelle mit langer, zweigeteilter Nervenfaser.** Das Gewebsstückchen ist einem Embryo von Rana palustris entnommen. Nach HARRISON.

Die Methode von HARRISON haben CARREL und BURROW zur Kultur von Organstückchen warmblütiger Wirbeltiere erweitert. Sie brachten dieselben in ein plasmatisches Medium, das von derselben Tierart entnommen wurde, und schlossen sie auf einem hohlgeschliffenen Objektträger in eine kleine Kammer ein. Das Präparat wurde in einen Brutofen von 37° C gebracht, und auch die mikroskopische Untersuchung wurde bei derselben Temperatur vorgenommen. Auf diese Weise ließen sich Stückchen von Bindegewebe, Knorpel, Knochenmark, Haut, Cornea, Schilddrüse, Milz, Nebenniere, Niere, Pankreas, Keimdrüsen etc. über 2 Wochen kultivieren. In den ersten Tagen nach Beginn des Versuches erscheinen am Rande aller Präparate Spindelzellen, welche wohl auf Wucherung des bindegewebigen Stromas zurückzuführen sind. Etwas später erscheint dann ein zweiter Typus von epithelialen Zellen, die in Form von Strängen in die geronnene Lymphe des Nährmediums hineinwachsen und je nach der Art der kultivierten Organe Verschiedenheiten darbieten.

Auch Sarkome und krebsige Geschwülste konnten nicht nur einmal in einer Glaskammer gezüchtet, sondern zu wiederholten Malen von einem Lymphtropfen auf einen zweiten und dritten Nährboden in längeren Zeitintervallen überimpft und in wucherungsfähigem Zustand erhalten werden. Zuweilen war das Wachstum ein außerordentlich rasches, derart, daß in einem Fall das gewucherte Gewebe das 22-fache des ersten Fragments ausmachte. Auf Grund seiner Versuche sieht sich CARREL zu dem Ausspruch veranlaßt, daß die Kultur normaler Zellen keine größeren Schwierigkeiten als die Kultur mancher Mikroben bereitet.

GOLDSCHMIDT (XXIV 1917) hat sich der Explantation mit gutem Erfolg bedient, um unreife Hoden, die er den Puppen von Schmetterlingen entnahm, im hohlen Objektträger in Körperflüssigkeit zu zerzupfen, alsdann das Präparat mit einem Deckgläschen zu bedecken und weiter zu züchten. Es gelang ihm, an den isolierten Follikeln den ganzen Ablauf der Spermatogenese zu verfolgen.

Durch die von HARRISON, CARREL und BURROW eingeführte neue Methode ist ohne Frage der Nachweis geführt worden, daß unter geeigneten Bedingungen viele Zellen abgetrennter Gewebestückchen 1, 2 und mehr Wochen am Leben erhalten werden können. Dagegen muß es wohl als zweifelhaft bezeichnet werden, ob dieser Zustand des Ueberlebens dem normalen entspricht und mit ihm verglichen werden kann. Denn einmal ist das flüssige Medium in der Kultur, der geronnene Lymphtropfen, doch jedenfalls ein wesentlich anderes als der Saftstrom, in dem sich die Organe im lebenden Körper befinden. Es wäre geradezu wunderbar, wenn die Zellen auf die in ihrer Umgebung und in ihren ganzen Ernährungsverhältnissen eingetretenen großen Veränderungen nicht in ihrem Lebensprozeß entsprechend reagieren sollten. In dieser Beziehung scheint mir doch ein großer Unterschied zwischen einer Kultur von Organstückchen eines Wirbeltieres, zumal eines Warmblüters, und einer Kultur von Bakterien zu bestehen; denn diese sind nicht nur einzellige und schon dadurch an mehr wechselnde Verhältnisse der Umwelt angepaßte Lebewesen, sondern auch außerdem noch in ihrer Organisation von der allereinfachsten Art.

Ein zweiter Punkt, der bei der Beurteilung der Deckglaskulturen auch nicht außer acht zu lassen ist, scheint mir der Umstand zu sein, daß bei den abgetrennten Gewebsstücken alle normalen Nachbarschaftsbeziehungen, durch die im lebenden Organismus ihr Verhalten reguliert wird, ganz in Wegfall gekommen sind. Auch in dieser Beziehung ist von vornherein kaum zu erwarten, daß z. B. die Bildung langer verzweigter Fortsätze an Zellen von Stückchen des abgetrennten Nervenrohres uns ein Bild von der formativen Tätigkeit derselben Zellen gibt, wenn sie sich im normalen Verband im Organismus befinden würden. Wie sich in Wirklichkeit die Nervenbahnen im Embryo entwickeln, darüber kann uns doch wohl nur das Studium des normalen Bildungsvorganges im Embryo selbst eine richtige Vorstellung geben, so interessant auch die Erscheinung ist, wie sich an einer isolierten embryonalen Nervenzelle ihr Leben im Deckglaspräparat betätigt.

Trotz dieser Einschränkungen haben nicht nur unsere experimentellen Methoden durch die Einführung der Deckglaskulturen eine sehr verdienstliche und erfreuliche Bereicherung erfahren, sondern es ist auch durch sie ein neues Arbeitsgebiet erschlossen worden, daß gewiß noch manche lohnende Ausbeute über die Lebenstätigkeit der Zellen unter veränderten Bedingungen liefern wird.

FÜNFUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses.

Bei unserer Analyse der zahlreichen Faktoren der organischen Entwicklung haben wir jetzt noch auf das schwierigste Thema einzugehen, auf die Untersuchung der in der Zelle selbst enthaltenen Faktoren, welche ja schließlich bei allem, was im Organismus geschieht, die Hauptrolle spielen und dem Entwicklungsprozeß allein das der Art gemäße Gepräge aufdrücken. Bei unserer auf p. 518 gegebenen Einteilung unterschieden wir sie als die inneren Faktoren im engeren Sinne. Jeder Versuch, in sie tiefer einzudringen, stellt uns vor eine Fülle von Rätseln, welche der wunderbare Organismus der Zelle dem tiefer denkenden Forscher darbietet. Auf jeder Stufe des Entwicklungsprozesses erscheinen uns die Zellen als die in geheimnisvoller Weise wirkenden Baumeister, wenn unter dem Einfluß von Schwerkraft oder von Zug, von Licht oder Wärme, von diesem oder jenem chemischen Agens sich irgendein Gebilde gestaltet: wenn Knochenbälkchen in der Richtung von Zug- und Druckkurven entstehen, wenn an der Pflanze Blätter sich bilden, damit das Sonnenlicht auf den Chlorophyllapparat einwirken kann, oder Speicheldrüsen beim Tier sich für die Verdauung der Stärke entwickeln.

Ueberall aber, wo das Wirken der Zelle in Frage kommt — und das geschieht bei jedem Problem in der Biologie, wenn man es genügend weit verfolgt — beginnt ein Gebiet, welches sich schließlich einer exakten naturwissenschaftlichen Analyse entzieht. Denn einmal wissen wir so gut wie nichts von der Natur und Anordnung der kleinen Lebenseinheiten, welche den Mikrokosmus der Zelle zusammensetzen und zu deren Annahme uns bis jetzt nur eine logisch begründete und berechtigte naturwissenschaftliche Hypothese hinführt. Wir befinden uns der Organisation der Zelle gegenüber in der Lage wie ein Mechaniker, dem aufgegeben wird, aus einer nach außen hervortretenden Wirkung ein außerordentlich kompliziert zusammengesetztes mechanisches Kunstwerk, bei dem alle nur erdenkbaren Mittel physikalischer und chemischer Technik in Verwendung gekommen sind, mechanisch zu erklären, ohne daß er in die unzähligen Strukturteile einen Einblick nehmen kann, weil sie von einem festverschlossenen, undurchsichtigen Gehäuse umgeben sind.

Ebenso entziehen sich die Kräfte, die im Zellenorganismus diese oder jene Lebenserscheinung hervorrufen, auf dem derzeitigen Entwicklungsstadium der Naturwissenschaften gewöhnlich einer exakten physikalischen und chemischen Erkenntnis.

Niemand vermag durch physikalisch-chemische Analysen zu beantworten, warum an diesem oder jenem Ort unter Zug und Druck gewisse

Digitized by Google

Zellen Knochenbälkchen bilden, warum dort Zellen Speichelfermente absondern, dort zur Empfindung von Licht oder Schall oder Geruch geeignet geworden sind, oder gar sich zu einem Auge, einem Hör- oder Riechlabyrinth zusammengeordnet haben. Zwar können wir überall bei den genannten Bildungen Beziehungen zur umgebenden Natur nachweisen, die physikalisch und chemisch als notwendig erkannt und verstanden werden können; der Naturprozeß aber selbst, der zu ihrer Entstehung geführt hat, die Tätigkeit der Zelle, welche alle diese zweckmäßigen Bildungen ins Leben ruft, ist uns ebenso unverständlich wie der Prozeß des Empfindens und Denkens, der sich in unserem Sinnes- und Nervenapparat abspielt.

Es zeugt daher von einem Verkennen der Sachlage, wenn jemand behaupten wollte, die Entwicklung der Knochenstruktur oder der mechanischen Gewebe des Pflanzenkörpers nach mechanischen Prinzipien begriffen zu haben. In Wahrheit hat er nur nachgewiesen, daß der Knochen etc. nach mechanischen Prinzipien gebaut ist, was ja der Fall sein muß, wenn er mechanischen Zwecken dienen soll. Er hat somit für den Knochen denselben Nachweis geliefert wie die Physiologen vorausgegangener Jahrhunderte, als sie zeigten, daß die Kristallinse des Auges nach den Prinzipien einer optisch verwendbaren Glaslinse und das ganze Auge als eine Camera obscura eingerichtet sei, oder daß die Membrana tympani des Ohres wie das Fell einer Trommel in Schwingungen gerate, oder daß der Kehlkopf wie eine membranöse Zungenpfeife wirke.

Die Entwicklung des Auges, des Ohres, des Kehlkopfes sowohl wie des Knochens hat noch niemand mechanisch begriffen; und gleiches läßt sich von jedem Entwicklungsvorgang behaupten; denn überall treffen wir auf einen Faktor, der sich zur Zeit einer mechanischen Erkenntnis absolut entzieht, der aber von allen der wichtigste ist, auf die Tätigkeit des Zellenorganismus.

Wenn ich jetzt trotzdem auf die im Organismus der Zellen enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses etwas näher eingehe, so geschieht es hauptsächlich aus zwei Gründen. Einmal liegen auch auf diesem Gebiete noch eine Reihe interessanter Tatsachen vor, die in den letzten Jahrzehnten beobachtet worden sind, und zweitens haben wir hier noch zu einigen vieldiskutierten allgemeinen Problemen der Entwicklungslehre Stellung zu nehmen, vor allen Dingen zu dem Problem der Vererbung. Wir wollen uns hierbei auf die Zellen beschränken, welche bei den höheren Tieren als Ausgangspunkt für einen neuen Entwicklungsprozeß besonders differenziert sind, auf E i und S a m e n f a d e n.

Beide haben, wie schon im ersten Buch besprochen wurde (p. 408 bis 413), keine andere Organisation als diejenige einer Zelle; sie haben daher auch auf den Bau des aus ihrer Vereinigung entstehenden Geschöpfes keinen anderen Bezug, als daß sie Zelleneigenschaften besitzen, welche für eine bestimmte Species und für ein bestimmtes Individuum derselben spezifisch sind. Ferner wurde schon im ersten Buch das Axiom aufgestellt, daß die beiden Geschlechtszellen zu den Eigenschaften des neu entstehenden Geschöpfes gleich viel beitragen, daß im Samenfaden die Charaktere der Species und die Besonderheiten des Individuums als Zelleneigenschaften ebensogut enthalten sind als im Ei.

Nun sind aber Ei und Samenfaden in ihrer Größe, in der Quantität und Qualität ihres Stoffes, sowie überhaupt in vielen Eigenschaften sehr verschieden voneinander. Es sind nicht mehr embryonale, sondern für bestimmte Aufgaben, die sie beim Befruchtungsprozeß zu erfüllen haben,

Digitized by Google

hochgradig differenzierte Zellen. Daraus folgt, daß wir an ihnen ebenso wie bei allen differenzierten Zellen in der schon früher ausführlich dargestellten Weise (p. 492) zwei verschiedene Gruppen von Eigenschaften zu unterscheiden haben:

1) Eigenschaften, die ihnen beiden gemeinsam sind und die sie als Erbteil einer gemeinsamen Stammzelle erhalten haben, also Eigenschaften, die nach unserer Theorie der Biogenesis in dem Besitz eines gleichartigen Idioplasma begründet sind.

2) Eigenschaften, die für Ei- und Samenfaden besondere sind, und die sie erst infolge des geschlechtlichen Differenzierungsprozesses, wie alle different gewordenen Gewebszellen, in dieser oder jener Weise nachträglich erworben haben.

Wenn mit der Befruchtung der Eizelle der Entwicklungsprozeß beginnt, sind natürlich beide Gruppen von Eigenschaften Faktoren, welche bei seinem Ablauf eine Rolle spielen und daher bei der Erklärung berücksichtigt werden müssen. Wir beginnen mit der Besprechung der zweiten Gruppe.

I. Die in den Spezialeigenschaften von Ei- und Samenzelle gegebenen besonderen Faktoren des Entwicklungsprozesses.

Am besten geht man von dem Stadium aus, auf dem Ei- und Samenzellen einander vollkommen gleichartig und äquivalent sind, wenn man bei beiden die zur zweiten Gruppe gehörigen Spezialeigenschaften genauer bestimmen und abgrenzen will. Nicht zu unterscheiden für unsere Untersuchungsmittel sind die Ursamenzellen und Ureier (Spermatogonien und Ovogonien). Würden sich beide auf diesem Indifferenzstadium zu einer gemischten Anlage verbinden, so würde kein Zweifel darüber bestehen, daß beide gleich viel zur Anlage des von ihnen abstammenden Entwicklungsproduktes beitragen. Was beide weiterhin erst voneinander unterscheidbar macht, ist Neuerwerb, welchen die geschlechtlich different werdenden Ovo- und Spermatocyten zu ihrem von einer gemeinsamen Samenzelle überkommenen Erbteil im späteren Verlauf der Ovo- und Spermiogenese noch hinzufügen. Aus diesem Grunde sind die Substanzen, die sich bei der Differenzierung des Geschlechtsprodukte und namentlich im Ei neu gebildet haben, ohne Frage selbst kein Idioplasma, obschon sie unter der Einwirkung desselben in artgemäßer Weise entstanden sind.

Zum tieferen Verständnis des Entwicklungsprozesses muß man zweierlei scharf auseinanderhalten, auf der einen Seite, daß Ei- und Samenfaden in gleicher Weise Träger der Erbmasse sind und sich dadurch an der eigenartigen Gestaltung des Entwicklungsproduktes zu jeder Zeit gleich stark beteiligen; auf der anderen Seite muß man in Rechnung bringen, daß beide zugleich auch für besondere Aufgaben des Befruchtungs- und Entwicklungsprozesses in verschiedener Richtung extrem differenzierte Elementarteile sind und dadurch allerdings auch wieder zu der Zusammensetzung des aus ihrer Verschmelzung entstehenden Entwicklungsproduktes in sehr ungleicher Weise beitragen. Denn die Eizelle ist gleichsam zu einem Nahrungsreservoir geworden; sie ist mehr oder minder reich mit Stoffen gefüllt, die den Zweck haben, den sich bildenden Embryo für längere Zeit zum Teil unabhängig von äußerer Nahrungszufuhr zu machen. Der Samenfaden dagegen, vollständig entblößt von derartigen Stoffen, ist die allerkleinste Zelle des

Körpers geworden. Mit einer Geißel ausgerüstet und zur Fortbewegung fähig, ist er lediglich für den Zweck der Befruchtung differenziert. Es ist daher kein Wunder, daß man früher seinen Anteil am Entwicklungsprozeß ganz übersehen hat und auch jetzt noch häufig dazu neigt, ihn zu gering anzuschlagen.

Es wird in diesem Abschnitt hauptsächlich unsere Aufgabe sein, die eigenartige Rolle, welche die Eizelle im ersten, oft länger dauernden Zeitraum der Entwicklung spielt, genauer festzustellen.

Ohne Frage übt die gewaltige Ansammlung von Dottermaterial im Ei auf den Ablauf des Entwicklungsprozesses, namentlich in seinen frühesten Stadien, einen sehr tiefgreifenden Einfluß aus und dient für viele Eigentümlichkeiten desselben zur Erklärung. Dadurch sind viele Forscher veranlaßt worden, in dem Ei etwas mehr als eine einfache Zelle zu sehen und es noch mit einer besonderen, gewissermaßen über die Zelle hinausgehenden höheren Organisation auszustatten. Ein solches Streben macht sich auch in dem interessanten und ideenreichen Aufsatz von Whitman geltend, z. B. in den Sätzen: „Im Ei ist schon vor aller Zellenbildung eine bestimmte Organisation vorhanden" oder „die Organisation des Eies wird durch alle Wandlungen des Entwicklungsprozesses hindurch als eine ungeteilte Individualität übertragen".

Je mehr in diesen und ähnlichen Aeußerungen ein richtiger Kern enthalten ist, den wir sogleich herauszulösen versuchen wollen, um so mehr ist ihnen gegenüber zu betonen, daß durch die beträchtliche Stoffansammlung der Charakter des Eies als einer einfachen Zelle nicht im geringsten geändert wird, und daß auch die durch sie hervorgerufenen Erscheinungen im Entwicklungsprozeß als mehr untergeordnete bezeichnet werden können, weil sie sekundärer Art sind.

Massenzunahme der Eizelle bedeutet an sich noch keine höhere Stufe im Entwicklungsprozeß. Das mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbare kleine Ei des Säugetieres hat als Anlagesubstanz denselben Wert wie das gewaltige Straußenei. Trotz seines kolossalen Wachstums bleibt letzteres doch nur eine Zelle, und wenn es in dieser Art auch noch weiter fortwüchse, bis es an Volumen dem Tiere gleichkäme, zu dem es werden soll, es wäre damit seinem Ziel, den Körper eines Vogel Strauß zu bilden, auch nicht um Haaresbreite näher gerückt. Das Wachstum des Eies durch Substanzaufnahme ersetzt nicht, was nur durch den Entwicklungsprozeß, welcher auf Zellenvermehrung und Zellendifferenzierung beruht, geleistet werden kann. Die Individualität des Eies als Zelle muß sich in viele Zellenindividualitäten umwandeln, wenn ein Fortschritt nach dem Ziel der Entwicklung gemacht werden soll.

Somit bleibt jetzt zu prüfen, in welcher Weise und inwieweit die Ansammlung von Dotter in den Eizellen als ein besonderer Faktor den Ablauf des Entwicklungsprozesses beeinflußt.

Hier ist hervorzuheben, daß der sich ansammelnde Inhalt des Eies oft aus sehr verschiedenartigen Substanzen von ungleichem, spezifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Wert für die Lebensprozesse, nämlich aus Protoplasma und aus Deutoplasma etc., zusammengesetzt ist. — Protoplasma und Deutoplasma werden nach ihrer Schwere, vielleicht auch noch nach anderen Verhältnissen, im Eiraum ungleich verteilt. Hierdurch erhalten die Eier eine ganz bestimmte, oft scharf ausgeprägte Organisation, die in den einzelnen Tierklassen große Verschiedenheiten darbietet und für viele embryonale Vorgänge von der größten Bedeutung

Digitized by Google

ist. Aus dem umfangreichen Beobachtungsmaterial können hier nur wenige Fälle als Beispiele herausgegriffen werden.

In sehr vielen Tierklassen werden die Eier im Hinblick auf die Verteilung der sie zusammensetzenden Substanzen als polar differenziert bezeichnet. Die polare Differenzierung beruht darauf, daß sich in der einen Hälfte der Eizelle mehr das schwere Deutoplasma, in der anderen das leichtere Protoplasma angesammelt hat. Infolgedessen müssen die Eier, da ihr Schwerpunkt exzentrisch zu liegen kommt, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raum einzunehmen suchen. Bei manchen dieser polar differenzierten Eizellen hat sich zugleich noch eine bilateral symmetrische Organisation ausgebildet. Die Substanzen von ungleicher Schwere

Fig. 462a. Fig. 463a. Fig. 464a.

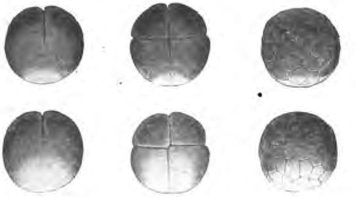


Fig. 462b. Fig. 463b. Fig. 464b.

Fig. 462—464. **Drei Furchungsstadien von Rana fusca,** jedes Ei einmal von vorn (a) und von hinten (b) gesehen, um zu zeigen, daß das lichtere Feld auf allen drei Entwicklungsstadien auf der hinteren Seite des Embryos mehr Raum einnimmt, als auf der vorderen. Nach O. Schultze.

und verschiedenem physiologischen Wert sind dann zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmäßig verteilt. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu.

So ist z. B. eine polare Differenzierung und eine bilaterale symmetrische Organisation bei den Eiern der Amphibien deutlich zu erkennen (Newport, Pflüger, Roux, Oscar Schultze). Namentlich auffällig ist sie bei Rana esculenta. Bald nach der Befruchtung stellt sich das Ei so ein, daß bei Betrachtung von oben an einem Rand der unpigmentierte Dotter in Form eines Halbmondes zu sehen ist. Eine den Halbmond unter rechtem Winkel und lotrecht schneidende Ebene zerlegt das Ei in zwei symmetrische Hälften. Weniger deutlich, aber doch erkennbar ist die bilaterale Symmetrie auch am Ei von Rana fusca (siehe Fig. 462 a). Es grenzen sich nämlich nach den Beobachtungen von Oscar Schultze die pigmentierte obere und die pigmentfreie und daher

Digitized by Google

gelb aussehende untere Hälfte der Kugel so gegeneinander ab, daß an der späteren hinteren Seite das helle Dotterfeld bis über den Aequator höher hinaufreicht (Fig. 462b), während vorn umgekehrt die Oberfläche noch eine Strecke unter dem Aequator schwarz pigmentiert ist. Von vorn gesehen, zeigt daher das Ei ein viel kleineres Dotterfeld (Fig. 462a) als bei Betrachtung von hinten (Fig. 462b).

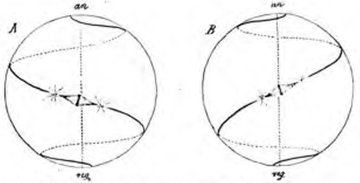


Fig. 465 A und B. **Lage der Furchungsspindel im Eiraum beim Spiraltypus.** A bei dexiotroper, B bei läotroper Teilung. *an* animaler, *veg* vegetativer Pol der Eiachse. Nach HEIDER und KORSCHELT.

Wie Eier mit bilateraler Symmetrie, gibt es vielleicht auch Eier, in welchen Protoplasma und Deutoplasma nach einem radiären Typus verteilt sind oder in welchen ein solcher sich nach den ersten Furchungen ausbildet. Wahrscheinlich gehören die Eier der Ctenophoren hierher.

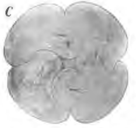


Fig. 466. **Stellung der Spindeln beim Spiraltypus bei Vorbereitung des Eies zur Teilung in 8 Zellen in der Ansicht vom animalen Pol.** Nach HEIDER und KORSCHELT.

Eine besonders eigentümliche Organisation zeigen die Eier vieler Mollusken etc., welche dem erst neuerdings unterschiedenen Spiraltypus angehören. Bei ihnen sind die verschiedensten Eimaterialien so angeordnet, daß die aus dem Keimkern entstehende Spindel im Verhältnis zur Eiachse eine schräge Stellung einnimmt (Fig. 465 A, B). Infolgedessen erfolgt auch die erste Teilebene in einer schrägen Richtung senkrecht zur Achse der Spindel. Ebenso ist auf den sich wieder anschließenden Teilstadien (Fig. 466) noch lange Zeit eine schräge Stellung der Spindeln in den Embryonalzellen zu beobachten, wobei sich eine Alternanz der Spindelrichtung bei den aufeinanderfolgenden Stadien bemerkbar macht. Je nach der Richtung der Spindel in ihrem Verhältnis zur Eiachse bezeichnet man dieselbe als dexiotrope (Fig. 465 A) und läotrope (Fig. 465 B) oder als rechts- oder linkswendige, und ebenso die daraus hervorgehenden Teilungen und die Stellungen der Embryonalzellen zueinander.

Digitized by Google

Außer den Verschiedenheiten, die auf einer eigentümlichen und mannigfaltigen Organisation der Dottermaterialien beruhen, gewinnen außerdem die Eier je nach den Tierarten eine kugelige, oder eine ovoide, oder eine tonnenförmige, oder eine zylindrische Gestalt.

Durch die Verhältnisse, die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegeben sind, wird ein sehr eingreifender, gewissermaßen richtender Einfluß auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf die ersten Stadien ausgeübt. Er ist schon von Haeckel in seiner Gasträatheorie bei der Erklärung der verschiedenen Formen der Keimblase und Gastrula in ausgezeichneter Weise verwertet, seitdem von vielen Forschern als Ursache für diese oder jene Erscheinung erkannt, aber in seiner sehr verschiedenartigen und großen Tragweite doch nur zum Teil genügend gewürdigt worden. Hierbei sind besonders folgende drei Punkte zu beachten:

1. Form und stoffliche Differenzierung der Eizelle bestimmen die Richtungen ihrer ersten Teilebenen, die mit einem hohen Grade von Gesetzmäßigkeit auftreten. Es kommen hierbei zum Teil auch die im IX. Kapitel (p. 240) auseinandergesetzten, schon im Jahre 1884 von O. Hertwig formulierten Regeln zur Geltung.

Bei vielen Eiern bildet sich durch die ersten Furchungslinien ein sehr regelmäßiges Zellenmosaik aus. Mit dem Studium desselben bei Vertretern der verschiedensten Tierabteilungen haben sich zahlreiche Forscher beschäftigt und uns durch mühsame Untersuchungen interessante Einblicke in die hier vorliegenden Gesetzmäßigkeiten verschafft. Eine zusammenfassende, sehr ausführliche Darstellung der verschiedenen im Tierreich vorkommenden, wichtigsten Typen des Furchungsprozesses haben uns neuerdings Korschelt und Heider im allgemeinen Teil ihres Lehrbuches gegeben, auf welchen betreffs weiterer Einzelheiten verwiesen wird. Bei genauer Betrachtung des Zellenmosaiks vieler Eier kann man ohne Schwierigkeit eine linke und rechte Hälfte, ein vorderes und hinteres Ende in einer Weise unterscheiden, die der Orientierung des später erkennbar werdenden embryonalen Körpers entspricht. Auch hierfür einige Beispiele:

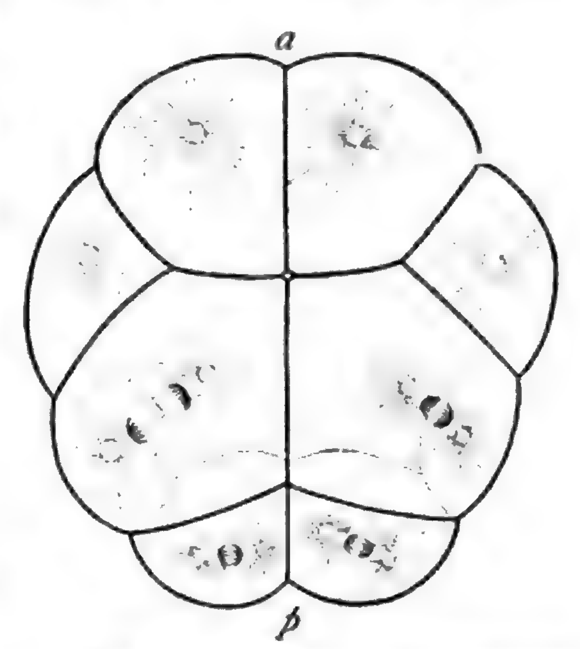


Fig. 467. **Bilaterales Stadium von 16 Zellen vom Ei von Clavellina.** Nach van Beneden und Julin. *a* Vorderes, *p* hinteres Ende.

Beim Froschei fällt unter normalen Verhältnissen die erste Teilebene (Fig. 462) in der Regel mit der oben unterschiedenen Symmetrieebene mehr oder minder zusammen, desgleichen die spätere Medianebene des Embryos. Hierdurch wurde Roux veranlaßt, der ersten Teilung die Aufgabe zuzuschreiben, das Bildungsmaterial der linken und rechten Körperhälfte voneinander zu sondern.

Ein sehr schönes, bilateral symmetrisches Zellenmosaik liefern die ersten Furchungsstadien des Eies von Clavellina, einer Ascidie, und des Cephalopodeneies. Nach den Untersuchungen von van Beneden und

Digitized by Google

JULIN liefert das Stadium von 16 Zellen das vorstehende Bild (Fig. 467), in welchem die Linie *a p* die Symmetrieebene des Eies darstellt, mit welcher sowohl die erste Teilebene als auch die spätere Medianebene des Embryos zusammenfällt. Gleichzeitig kann man nach der verschiedenen Größe der Zellen das spätere Kopfende (*a*) und das Schwanzende (*p*) bestimmen.

Auch in den Figuren 468 und 469, welche vom Cephalopodenei das Achtzellenstadium und ein Stadium von 22 Zellen nach WATASÉ darstellen, ist die bilaterale Symmetrie sehr deutlich ausgeprägt. Die erste Furchungsebene *a p* fällt mit der embryonalen Medianebene ebenfalls zusammen. Kopf- (*a*) und Schwanzende (*p*) wird an der sehr verschiedenen Größe der Zellen unterscheidbar.

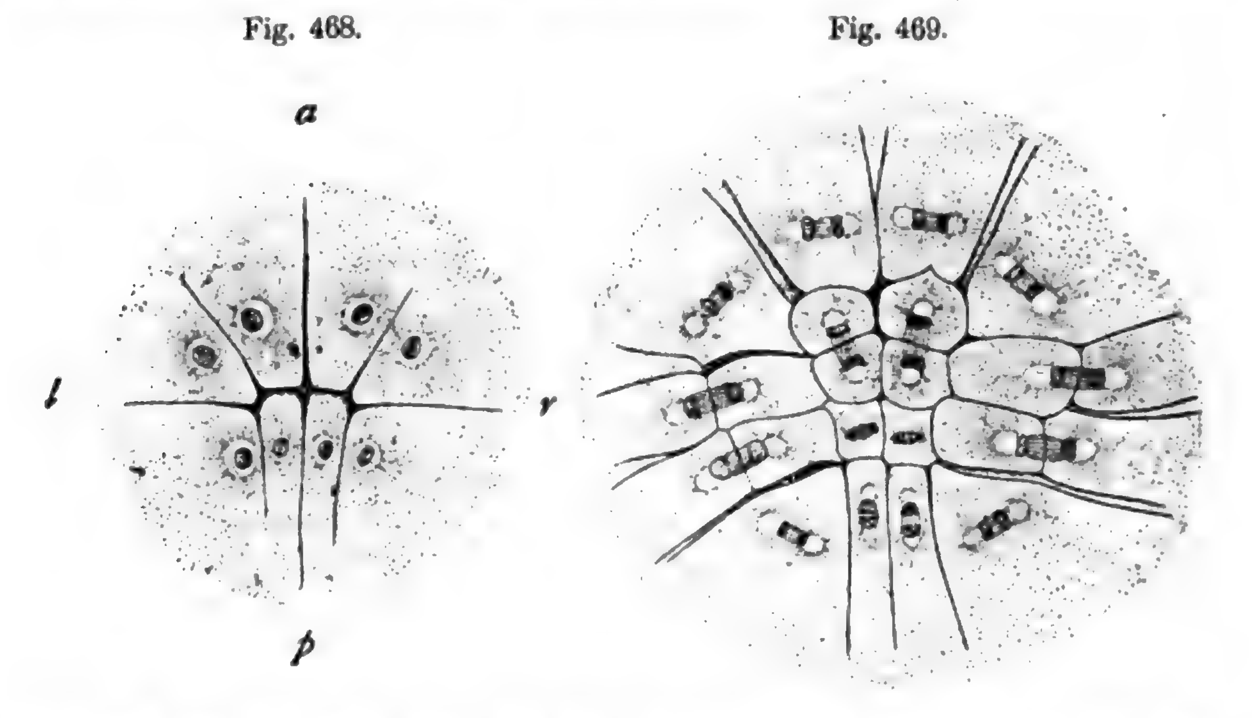


Fig. 468 und 469. **Zwei bilateral symmetrische Furchungsstadien vom Cephalopodenei.** Nach WATASÉ. *a* Vorderes, *p* hinteres Ende; *r* rechte, *l* linke Seite.

2. Die Form und die stoffliche Differenzierung der Eizelle üben einen Einfluß auf die Größe und Beschaffenheit der sich entwickelnden Embryonalzellen aus. Bei dem Furchungsprozeß sind nämlich die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstießen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der großen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem chemisch-biologischem Wert im ganzen wenig geändert. Die durch Teilung sich vermehrenden Kerne kommen daher mit stofflich verschiedenen Bezirken zusammen und grenzen sich in ihnen zu Embryonalzellen ab, die je nach den einzelnen Tierabteilungen und je nach der ihnen eigenen primären Eistruktur typische Verschiedenheiten in ihrer stofflichen Zusammensetzung darbieten. — So sind, um ein relativ einfaches Beispiel anzuführen, bei

Digitized by

den polar differenzierten Eiern der Amphibien die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Deutoplasma, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. In anderen Fällen (Nematoden, Anneliden, Ascidien, Mollusken) ist zwischen den Embryonalzellen nach Ablauf der ersten Furchungsstadien noch eine weit tiefer greifende Verschiedenheit in der Zusammensetzung aus ungleichen Stoffgemischen zu beobachten, die sich an der Färbung und Pigmentierung, in dem größeren oder geringeren Gehalt an Protoplasma, in der Form der Dottereinschlüsse, in der Größe und Zahl der Granula und Dotterplättchen und ähnlichen Dingen dem Beobachter zu erkennen gibt.

Ferner hängt mit der Verschiedenheit ihres Inhaltes meist auch ein Unterschied in der Größe der Embryonalzellen zusammen. Zum Teil rührt dies, wie von O. Hertwig im Jahre 1884 nachgewiesen und schon auf p. 240 erwähnt ist, davon her, daß sich der Kern stets nach dem protoplasmareichen Abschnitt der Zelle hinbewegt; er sucht, indem Protoplasma und Kern ja in den mannigfachsten Wechselwirkungen stehen, wie O. Hertwig sich ausdrückte, stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen. Um uns wieder an ein einfacheres Beispiel zu halten, rückt nach der Befruchtung der Kern im polar differenzierten Ei der Amphibien nach dem animalen Pole hin und kommt exzentrisch zu liegen. Infolgedessen werden hier durch die dritte Teilung Zellen von ungleicher Größe, 4 kleine animale und 4 große vegetative (Fig. 463) gebildet. Außerdem wird die Ungleichheit der Zellen noch dadurch gesteigert, daß nach der von Balfour und Rabl aufgestellten Regel protoplasmareiche Zellen sich rascher teilen als protoplasmaärmere. Infolge beider Momente müssen sich im Ei verschiedene Bezirke ungleich großer und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden, Bezirke, welche schon vor der Teilung in der beschriebenen Organisation der Eizelle begründet sind. Nur werden die Ungleichheiten, die anfangs zum Teil kaum wahrnehmbar sind, im Laufe der Entwicklung immer schärfer ausgeprägt.

Noch mehr wie in diesem Fall zeigen viele Mosaikeier von Nematoden, Anneliden, Mollusken, Tunikaten weitgehende und unter normalen Verhältnissen streng gesetzmäßige Unterschiede sowohl in der stofflichen Zusammensetzung als auch in der ungleichen Größe der Embryonalzellen, in dem Zahlenverhältnis, in dem sie zueinander auftreten, und in der Anordnung der ungleichen Elemente.

3. Form und Differenzierung der Eizelle beeinflussen sowohl den Ort in der Dottermasse, an welchem spätere Entwicklungsprozesse ihren Ausgang nehmen, als auch die Richtung, in welcher sie sich vollziehen. So wird am meroblastischen Ei der Fische, Reptilien und Vögel der embryonale Entwicklungsprozeß auf eine kleine Stelle des gewaltigen Eies, auf eine Keimscheibe, beschränkt; von ihrem Rand geht die Gastrulaeinstülpung aus. Ebenso vollzieht sich die Urmundbildung am Ei der Amphibien stets an der Uebergangsstelle der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase innerhalb der sogenannten Randzone etc.

Ja, es lassen sich sogar bei den Wirbeltieren, wie es scheint, noch genauere Lokalisationen vornehmen, indem der Bereich, wo die kleinsten und am raschesten sich teilenden Embryonalzellen liegen, zum Ort der Gastrulaeinstülpung wird. Ist dieser aber einmal gegeben, so ist über die Lage und Richtung, in welcher sich eine Reihe anderer Organdifferenzierungen vollziehen muß, entschieden: so über den Ort, an welchem

Digitized by Google

sich die vordere Hirnplatte und das vordere Chordaende anlegen müssen. Es ist gewissermaßen ein fester Kristallisationsmittelpunkt für die tierische Formbildung gegeben. Von beiden Enden der Urmundrinne aus setzt sich der Einstülpungsprozeß kontinuierlich fort und zieht einen Zellenbezirk nach dem anderen in die von einer kleinen Stelle aus eingeleitete Substanzbewegung mit allen ihren weiteren Folgen mit hinein.

Als Beispiele für derartige Lokalisationen benutzen wir wieder das Hühner- und das Froschei.

An der Keimscheibe des Hühnereies zeigen sich schon während des Furchungsprozesses Merkmale, die eine vordere und hintere Hälfte unterscheiden lassen. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man größere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen (Oellacher, Kölliker, Düval). Am kleinzelligen Rand entsteht später die Sichelrinne, auf dem vor ihr gelegenen Feld die Medullarplatte.

In ähnlicher Weise gibt Oscar Schultze für das Froschei an, daß auf dem Morulastadium sich zwei gegenüberliegende Bezirke in der Randzone finden, die er als vorderen und hinteren unterscheidet (Fig. 464). Der hintere Bezirk (Fig. 464b) enthält viel kleinere Embryonalzellen als der vordere (Fig. 464a). Auch reicht an ihm die pigmentierte Oberfläche viel weniger weit nach abwärts als vorn und läßt daher ein größeres, helleres Dotterfeld erkennen, in welchem sich später der Urmund anlegt. Im Bereich der kleinsten Zellen, oberhalb des höchsten Punktes des Pigmentrandes, ist nach Schultze das jetzt schon erkennbare Material für das Zentralnervensystem (Hirnplatte) auf einen verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt.

Wenn man, durch äußere Momente geleitet, die Stelle wird erkennen können, an welcher am Ei des Hühnchens oder des Frosches vor Beginn der Furchung das Protoplasma in stärkster Konzentration angesammelt ist, so wird man wahrscheinlich imstande sein, auch annähernd vorauszusagen, in welcher Gegend sich später die erste Urmundeinstülpung zeigen wird. Denn an der Stelle der größten Plasmakonzentration werden beim Furchungsprozeß später die kleinsten Zellen entstehen, und wird weiterhin die Wand der Keimblase die zur Einfaltung geeigneteste Beschaffenheit annehmen.

Daher ist auch die Möglichkeit gegeben, daß man am Froschei durch äußere Eingriffe den Ort der Urmundbildung beeinflussen kann. Wenn man ein Froschei zwischen zwei horizontalen Glasplatten ein wenig komprimiert und diese dann schräg geneigt aufstellt, so kommt die Uebergangsstelle der pigmentierten in die unpigmentierte Hälfte oder die Randzone an einer Stelle höher als an der anderen zu liegen, und zwar entsprechend dem nach oben gekehrten Rand der Glasplatten. Infolgedessen sehen wir hier den Urmund sich an der höchsten Stelle des hellen Feldes bilden. Dieselbe Lokalisation wird durch Zwangslage der Eier in der von Pflüger ausgeführten Weise erreicht, wie zuerst von Roux nachgewiesen worden ist. Der nach oben gekehrte Teil der Randzone ist eben protoplasmareicher und wird sich daher rascher und in kleinere Zellen abfurchen als ihr tiefer gelegener und daher dotterreicher Teil.

Wie den Ort, so nannte O. Hertwig auch die Richtung, in welcher sich die Entwicklungsprozesse vollziehen, als abhängig in gewissem Grade

von der Form der Eizelle und der Differenzierung ihres Inhaltes. Denn durch die Zerlegung des Eikörpers in immer zahlreichere Zellen wird am Anfang der Entwicklung weder die Form des Eies, noch die ursprünglich gegebene ungleiche Verteilung seiner verschiedenen Substanzen in nennenswerter Weise verändert, wie schon früher auseinandergesetzt wurde. Daher müssen das ungefurchte Ei und die aus ihm hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Uebereinstimmungen aufweisen. *Die in der sich entwickelnden Stoffmasse enthaltenen Richtungen und Unterschiede gehen einfach von dem einen auf das nächste Stadium über. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase; ein kugeliges, polar differenziertes und eventuell bilateral symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe* **Symmetrie- und Gleichgewichtsebene** *besitzen, da es für dieses Verhältnis gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen großen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler, denselben Raum einnehmender Zellen verteilt sind.*

Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene ungleiche Massenverteilung ihrer Substanzen muß naturgemäß auch wieder auf die nächst anschließenden Entwicklungsstadien von Einfluß sein, auf die Gastrula und auf die aus dieser sich entwickelnde Embryonalform, an welcher die ersten charakteristischen Organe des Wirbeltierembryos, Chorda und Nervenrohr, zum Vorschein kommen. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäß der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum annähernd orientiert zeigen, und wenn die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene der ungeteilten Eizelle und der Keimblase annähernd auch zur Symmetrieebene der Gastrula und des Embryos mit den sichtbar werdenden Rückenwülsten wird.

Am deutlichsten treten solche Beziehungen an Eiern hervor, bei denen eine Achse an Länge überwiegt. Bei den langgestreckten Insekteneiern fällt die Längsrichtung des Embryos stets mit der langen Eiachse zusammen, ebenso am ovalen Ei von Ascaris nigrovenosa und am ovalen Ei der Tritonarten. Da letzteres zugleich polar differenziert ist und die Längsachse nicht mit der Vertikalachse zusammenfällt, so besitzt es schon von Anfang an alle drei Hauptachsen, welche im ganzen auch mit den drei Achsen des Embryos in ihrer Lage später übereinstimmen. Unter diesen Bedingungen entwickelt sich bei Triton die Längsachse der Gastrula und weiterhin des Embryos in der Richtung der längsten Achse des Eies.

Mit einem Wort: *Mit der anfangs gegebenen Massenverteilung der unentwickelten Substanz stimmt auch die Massenverteilung der weiterentwickelten Substanz überein.* Ein solches Zusammenfallen wird a priori als das natürlichste und einfachste erscheinen. Denn sollte der spätere Längsdurchmesser des Embryos in die Richtung des anfangs kürzesten Eidurchmessers zu liegen kommen, so müßte während der Entwicklung die ganze Eisubstanz umgelagert werden, was jedenfalls ein wenig zweckentsprechender Vorgang sein würde.

Bei manchen Tierarten kann man auf diese Weise vor der ersten Teilung, wie von verschiedenen Forschern beobachtet worden ist, dem

Digitized by Google

Ei ansehen, wie später der Embryo in ihm orientiert sein wird: man richtet sich hierbei nach der Form des Eies, nach kleinen, äußerlich sichtbaren Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und nach anderen derartigen Merkmaeln.

In diesem Sinne bezeichnete O. Hertwig in einer Abhandlung, in der er auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht hat, das *eben befruchtete Ei gewissermaßen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muß.* Oder an einer anderen Stelle heißt es: Die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß aus.

Fig. 470. **Schematische Darstellung der Furchung bei rechtsgewundenen und linksgewundenen Gastropoden.** Nach Conklin. Sämtliche Ansichten vom animalen Pol. A' B' normaler Furchungstypus. A B inverser Furchungstypus. A und A' Stadium der Vierteilung. B und B' Stadium der Achtteilung.

Die Anwesenheit von reichlichem Dottermaterial im Ei verändert am meisten die ersten Stadien des Entwicklungsprozesses, kann aber auch noch die Gestaltung des Embryos in sehr späten Embryonalperioden beeinflussen. Denn man bedenke nur, daß hiermit die bruchsackartige Ausstülpung des Darmkanals und der Bauchwand, der sogenannte Dottersack, bei vielen Fischen und allen Amnioten zusammenhängt, daß ferner der Dottersack wieder das eigentümliche Gefäßsystem der Vasa omphalomesenterica zur Resorption der Dotterbestandteile bedingt, ja daß die ganze Ausbildung der Embryonalhüllen (Amnion, seröse Hülle, Allantois) mit dem Dottergehalt des Eies in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang steht.

Eines der schönsten und auffälligsten Beispiele von enger Beziehung der ursprünglichen Plasmastruktur der eben befruchteten Eizelle zu der späteren Form des Körpers und zu Eigentümlichkeiten in der Lagerung seiner Organe liefern uns die Schnecken. Die meisten Schnecken haben rechtsgewundene Schalen, deren Höhle von dem gleichgewundenen Eingeweidesack angefüllt wird. Dementsprechend zeigt auch das Ei den schon früher besprochenen Spiraltypus und die erste Kernspindel nimmt eine dexiotrope Stellung ein, wodurch die erste Teilebene und alle nachfolgenden in ein bestimmtes und unter normalen Verhältnissen gesetzmäßiges Lageverhältnis zueinander geraten.

Nun gibt es aber unter den Gastropoden auch einzelne Arten, wie Physa font., Planorbis marg., Ancylus rivul., deren Schalen mit ihrem Inhalt links gewunden sind. Die Folge davon ist „ein vollständiger Situs inversus viscerum, derart, daß z. B. die Mantelöffnung, der After und die Genitalöffnung links gelegen ist" (Heider und Korschelt). In wie engen Beziehungen hierzu schon die ursprüngliche Eistruktur steht, geht auf das klarste daraus hervor, daß alle oben genannten Schnecken anstatt des gewöhnlichen dexiotropen einen läotropen Spiraltypus ihrer Eier zeigen. Anstatt dexiotrop wird die erste Kernspindel läotrop eingestellt (Fig. 465 B). Infolgedessen haben alle Teilungen, welche bei normalen Mollusken im dexiotropen Sinne verlaufen, bei diesen Formen einen läotropen Charakter (Fig. 470 A und B). Heider und Korschelt gebrauchen hierfür den Ausdruck „eines vollständigen Situs inversus der Blastomeren", welcher dem späteren Situs inversus viscerum entspricht.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen über besondere Eistrukturen, deren Zahl sich leicht noch erheblich vermehren läßt, haben den Anstoß zu den früher zitierten Aussprüchen von Whitman und Rauber, ferner zu dem vielbesprochenen, von His aufgestellten „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" und zu der ihr ähnlichen „Theorie der organbildenden Substanzen" gegeben.

Nach der Ansicht von His, die durch Untersuchungen der Hühnerkeimscheibe gewonnen wurde, „muß einerseits jeder Punkt im Embryonalbezirk der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organteil entsprechen, und anderenteils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgendeinem räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage haben. Wenn wir die Anlage eines Teiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präzisieren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert und als solches nicht ohne weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen, ja wenn wir konsequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Prinzip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das „Prinzip der organbildenden Keimbezirke".

Als Substanzanlage bezeichnet His denjenigen Bezirk der Keimscheibe, der schließlich das Material zur Bildung eines Organs hergibt.

In der Neuzeit ist an die Stelle des Hisschen Prinzips mehr die Theorie der organbildenden Stoffe getreten, welche ursprünglich von Sachs für die Pflanzen begründet, jetzt auch zur Erklärung der tierischen Entwicklung von Conklin, Rabl, Wilson u. a. verwertet wird. „Organbildend" werden Stoffe genannt, die sich in ihrer Qualität voneinander unterscheiden und deren Lokalisation an bestimmten Stellen des Eies bewirkt, daß diese zu differenten Organen und Geweben des Embryos werden. Den positiven Beweis, daß „organbildende Substanzen" in dem Eiplasma enthalten sind, findet Conklin in dem schon früher (p. 682—686) von mir beschriebenen Verhalten der Eier der Anneliden, Mollusken und Ascidien. Besonders verweist er auf die Eier der

Digitized by Google

Ascidien, in deren Dotter nach seinen Untersuchungen die Substanzen, die an der Bildung des Ektoderms und Entoderms, der Muskeln, des Mesenchyms, der Chorda und des Nervensystems beteiligt sind, schon im Zweizellenstadium in ähnlichen Lagen und Verhältnissen, wie die korrespondierenden Organe der Larve vorgefunden werden.

Wenn irgendeine dieser Substanzen dem Ei genommen werde, so lasse der aus ihm entstehende Embryo das korrespondierende Organ vermissen, und umgekehrt, wenn diese Substanzen in abnorme Lagen im Ei gebracht werden, erscheinen die charakteristischen Organe, denen sie den Ursprung geben, in derselben abnormen Lage.

In ähnlicher Weise nimmt Rabl an, daß die organbildenden Stoffe und ihre Vorstufen von ihrer ersten Erzeugung an, wie überhaupt alle Materialien in der Zelle, auf das genaueste lokalisiert sind, und daß dementsprechend auch der ganze Zellenleib ein festes architektonisches Gefüge besitze. Aus den Beobachtungen über Mosaikfurchung schließt er, „daß durch die Zellteilung die organbildenden Substanzen in verschiedener, aber stets durchaus gesetzmäßiger Weise auf die verschiedenen Zellen verteilt werden, daß also eine Zelle, welche bei der weiteren Entwicklung nur Mesodermzellen liefert, eine andere Art von Plasma erhält, als eine andere, die nur Ektoderm- oder Entodermzellen hervorgehen läßt".

Derselben Ansicht wie Conklin und Rabl ist Wilson (I 1904 p. 251). „The facts, proved by my experiments", bemerkt er, „are only intelligible under the assumption that they are somehow involved in specific materials or stuffs which differ in a definite way and have a specific topographical grouping in the undivided egg." „We must conclude that the cleavage-pattern represents literally a mosaic-work of such formative stuffs that have been distributed by the cleavage process, and that the specification of the cells is within certain limits determined by their inclusion of these stuffs."

Sowohl das „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" als die Theorie „der organbildenden Substanzen" (formative stuffs) ist öfters gegen die in diesem Buch durchgeführte Idioplasmatheorie und gegen die Lokalisation des Idioplasma in den Zellkernen verwertet worden.

Zur Klärung in dem Streit ist folgendes zu bemerken. An der Richtigkeit der meisten Beobachtungen, die zu der Annahme organbildender Keimbezirke und Stoffe geführt haben und auch von uns auf den vorausgegangenen Blättern ausführlich beschrieben worden sind, ist nicht zu zweifeln; die Eier vieler Tiere besitzen nicht nur eine in verschiedener Weise ausgeprägte, mehr oder minder komplizierte spezifische Eistruktur, sondern auch einen Dotter, der sich je nach der Tierart aus chemisch verschiedenen und ungleich geformten Substanzen zusammensetzt. Insofern haben die Theorien der organbildenden Keimbezirke und Stoffe eine tatsächliche Grundlage und, solange sie sich von ihr nicht entfernen, eine Berechtigung in sich. Unklarheiten und Widersprüche entstehen erst da, wo das Gebiet der Tatsachen verlassen wird und die Hypothese beginnt. Eine hypothetische Zutat aber liegt in dem Ausdruck „organbildend" oder in der Annahme, daß den unterschiedenen Bezirken oder den einzelnen Stoffen das besondere Vermögen anhafte, aus sich heraus ein bestimmtes Organ oder Gewebe zu bilden. Mit Recht lassen sich wohl hiergegen mehrere Einwände erheben.

An erster Stelle ist geltend zu machen, daß die sogenannten organbildenden Stoffe selbst kein Idioplasma sein können. Denn wie auch

Digitized by Google

Conklin und Rabl hervorheben, fehlen sie noch in sehr jungen Eizellen, die sich auf frühen Stadien von Ursamenzellen gar nicht unterscheiden lassen. Sie werden erst beim Wachstum des Eies im Eierstock gebildet im Zusammenhang mit der Differenzierung, welcher die weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukte unterliegen, und durch die sie für die verschiedenen Aufgaben beim Befruchtungs- und Entwicklungsprozeß geeignet gemacht werden. Das Idioplasma aber als ererbte Substanz, die von einer auf die andere Generation ohne Unterbrechung übertragen wird, ist selbstverständlicherweise zu allen Zeiten, und so auch vor der Ausbildung der „sogenannten organbildenden Substanzen", auf allen Stadien der Oo- und Spermiogenese vorhanden und in Tätigkeit. Nur unter seiner Einwirkung kann daher auch die spezifische Eistruktur, die bei der Ansammlung des Dotters und der „organbildenden Substanzen" sich ausbildet, überhaupt zustande kommen.

Alle in dieser Richtung gegen die Idioplasmatheorie erhobenen Einwände fallen dadurch in sich zusammen. Eistruktur, Mosaikfurchung, Determination und prospektive Potenzen gewisser Embryonalzellen lassen sich mit ihr, wie es von uns geschehen ist, leicht in Einklang bringen. Denn daß die Srukturen und Stoffe, welche unter dem Einfluß des Idioplasma einmal entstanden sind, dann auch ihrerseits auf den weiteren Entwicklungsgang mit einwirken, spricht nicht gegen die Theorie und wird von ihr auch nicht in Abrede gestellt.

Auf der anderen Seite ist auf die Ausdrücke „organbildende Keimbezirke und Substanzen" noch etwas näher einzugehen wegen der ihnen anhaftenden Unklarheit, die leicht zu Mißverständnissen führen kann. Denn wenn wir diese Ausdrücke auf das ungeteilte Ei anwenden, so würden wir Bezirken und Substanzen, die sich in ihm eventuell unterscheiden und in unvollkommener Weise abgrenzen lassen, Fähigkeiten zuschreiben, die nur der Zelle zukommen. Zu Bestandteilen von Zellen aber werden die organbildenden Substanzen erst dadurch, daß ihnen und den im Dotter angenommenen Bezirken Kerne zugeteilt werden. Ohne den Furchungsprozeß, dessen wesentliches, hervorstechendes Merkmal die Karyokinese ist, bleibt der Dotter zu jeder Entwicklung, zu jeder morphologischen und histologischen Sonderung unfähig. Schon aus diesem Grunde verbietet es sich, im Dotter angesammelte chemische Substanzen oder die Bezirke, in denen sie abgelagert sind und die sich überhaupt nicht schärfer gegeneinander abgrenzen lassen, als organbildende zu bezeichnen. Im nächsten Abschnitt wird dieser Punkt noch einmal berührt werden.

Allerdings ist es wahr, daß die verschiedenartige Ausbildung des Dotters in den einzelnen Tierabteilungen dem Verlauf der Eiteilung, dem Zellenmosaik, den zuerst entstehenden Embryonalformen ein sehr mannigfaltiges und charakteristisches Aussehen gibt. Bei ihrem Studium sollte man aber einen wichtigen Gesichtspunkt nicht übersehen, der sich aus der vergleichenden Embryologie ergibt. Eier von Tieren, die verschiedenen Stämmen angehören, können den gleichen Furchungstypus und ähnliche Anfangsformen darbieten, während Eier aus nahe verwandten Abteilungen ein und desselben Stammes sich in sehr verschiedener Weise furchen und in der Beschaffenheit ihrer Keimblase und Gastrula außerordentlich differieren. Gibt es irgendwo größere Verschiedenheiten als in der Eistruktur und dem Dottergehalt der Eier der Saugetiere, der Amphibien, der Fische, der Reptilien und Vögel, ferner größere Verschiedenheiten in der hiermit zusammenhängenden Gestal-

tung des Furchungsprozesses, des Zellenmosaiks, der Keimblase und Gastrula, der Anlage der Keimblätter etc.? Entstehen nicht auf diesen äußerlich so grundverschiedenen Wegen schließlich doch Endformen, die in den zahllosen Merkmalen, die für ein Wirbeltier charakteristisch sind, übereinstimmen? Zeigen die Sinnesorgane und Gehirn und Rückenmark, oder die Drüsen, wie Leber, Niere, Ovarium, Hoden, oder die Muskeln irgendwelche Verschiedenheiten, die sich darauf zurückführen ließen, daß sie hier aus einem dotterarmen, dort aus einem dotterreichen Ei, an dem man organbildende Bezirke und Stoffe unterschieden hat, hervorgegangen sind? Müssen wir nicht vielmehr sagen, daß wenn auch die Einlagerung von Dottermaterial in das Ei den ersten Embryonalstadien, dem Furchungsprozeß, dem Stadium der Keimblase, Gastrula etc. ein ganz charakteristisches Gepräge aufdrückt, sie doch auf das Wesen der Tierart selbst und daher auch auf die Entstehung einer besonderen Tierspecies keinen Einfluß hat?

Denken wir uns aus dem Ei der Amphibien, Reptilien und Vögel den Nahrungsdotter ganz entfernt, dagegen die nun klein gewordenen Zellen in eine ihnen zusagende Nährlösung eingebettet, wie es bei den Säugetieren der Fall ist, so würden sie sich gleichwohl zu Amphibien, Reptilien und Vögeln, wenn ihr Idioplasma dasselbe geblieben ist, entwickeln müssen.

Aus diesem Grunde lassen sich die im Dottermaterial gegebenen Verhältnisse der Eizelle, so wichtig sie für die Besonderheiten der ersten Entwicklungsstadien sind, im Hinblick auf die Endform, die erreicht werden soll, als untergeordnete Faktoren des Entwicklungsprozesses bezeichnen. Somit kommen wir auch auf diesem Wege zu demselben Resultate, zu welchem uns schon der Vergleich des Eies und der Samenzelle geführt hatte, daß der Samenfaden, obgleich er des Dottermateriales vollständig entbehrt, doch ebensogut Träger der Arteigenschaften ist als das oft viel tausendmal größere Ei.

II. Ei und Samenfaden als gleichwertige Träger der Arteigenschaften. Das Idioplasma als innerer Faktor des Entwicklungsprozesses.

Aus Gründen, die schon im ersten Hauptteil (p. 412—419) auseinandergesetzt worden sind, wurde einerseits von Nägeli der Begriff des Idioplasma als des Trägers der erblichen Eigenschaften entwickelt, andererseits von O. Hertwig nachzuweisen versucht, daß das Idioplasma in der Kernsubstanz von Ei- und Samenzelle enthalten ist.

Für die Berechtigung solcher begrifflichen Unterscheidungen spricht außer den in vorausgegangenen Abschnitten zusammengestellten Tatsachen und Erwägungen auch eine Analyse der Prozesse, die sich von der Befruchtung an im Ei vollziehen.

Mit dem Beginn des Entwicklungsprozesses wird das Ei der Schauplatz sehr komplizierter chemischer Stoffumwandlungen. Die durch Verschmelzung von Eikern und Samenkern entstandene winzige Substanzmasse beginnt nach einem gewissen Rhythmus zu wachsen und sich dabei gesetzmäßig im Eiraum zu verteilen. Während das Ei nach seiner Entleerung aus dem Eierstock als Ganzes nicht mehr wächst, beginnt mit dem Eintritt der Entwicklung die kleine Substanzmasse, in welcher wir das Idioplasma Nägelis erblicken, sich auf Kosten der angesammelten Nährmaterialien zu vermehren.

Digitized by Google

Die chemische Zusammensetzung des Eies wird dadurch auf das gründlichste umgeändert. Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wieviel Eimaterial während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungeteilte Eizelle mit der Larve eines Echinoderms, nachdem sie aus der Eihaut ausgeschlüpft ist. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen tausendsten Teil des Eies und bei dotterreicheren Eiern sogar nur einen geringen Bruchteil eines millionsten Teils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasma so zugenommen, daß sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesamtmasse der ursprünglichen Eisubstanz ausmacht.

Diese chemische Seite des Entwicklungsprozesses ist aller Beachtung wert. Denn wie O. Hertwig schon in seiner 1884 erschienenen Abhandlung: „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung“ mit Nachdruck hervorgehoben hat, ist am Anfang der embryonalen Entwicklung „das Wesentlichste und Wichtigste die Vermehrung, Individualisierung und gesetzmäßige Verteilung der Kernsubstanz“.

In chemischer Hinsicht lassen sich in der Entwicklung des Eies drei verschiedene Perioden unterscheiden, welche ein durchaus charakteristisches Gepräge tragen.

a) Erste Periode in der Eientwicklung. Die erste Periode gehört der Vorentwicklung des Eies im Ovarium an. Die während ihrer Dauer sich abspielenden chemischen Prozesse bestehen in einer Aufnahme und Ausbildung von Nährmaterialien, durch welche bei manchen Tierarten das Ei eine für einen Elementarteil ganz kolossale Größe erreicht. Hand in Hand hiermit gewinnt es auch eine besondere Eistruktur. In seinem morphologischen Charakter wird das Ei nicht verändert, es bleibt — mag es auch die gewaltigsten Dimensionen annehmen — eine Zelle.

b) Zweite Periode in der Eientwicklung. Erst mit der Reife und Befruchtung des Eies beginnt die zweite Periode, in welcher ganz anders geartete chemische Prozesse plötzlich an Stelle der früheren in den Vordergrund treten und alle Veränderungen beherrschen.

Eine ursprünglich kleine Stoffmasse, die durch Verschmelzung von Ei- und Samenkern gebildete Kernsubstanz, hebt jetzt plötzlich an auf Kosten des übrigen vorher angesammelten Stoffgemenges periodisch zu wachsen. Hierbei wird die Qualität der Eisubstanz, gleichzeitig aber auch ihre Organisation durch den Furchungsprozeß, durch die Anlage der Keimblätter, durch die ersten Organanlagen Schritt für Schritt verändert. Die zweite Periode in der Eientwicklung kann daher auch als die Periode des Wachstums der Kernsubstanz, gleichzeitig aber auch als organisatorische bezeichnet werden, da die chemischen Prozesse mit Zellen- und Organbildung einhergehen.

Durch das Wachstum der Eizelle durch Stoffaufnahme (Nahrungsdotter) vor der Befruchtung ist die zweite oder die organisatorische Periode mit ihrem Wachstum der Kernsubstanz so vorbereitet worden, daß nach der Befruchtung sofort die ihr eigentümlichen chemischen Prozesse in beschleunigtem Tempo ablaufen können, weil es an dem geeigneten Material für Kern- und Zellbildung nicht fehlt.

Wenn wir diesen Gesichtspunkt im Auge behalten, dann scheint uns der Schluß nicht so weit abzuliegen, daß diejenige Substanz, die wir in der zweiten Entwicklungsperiode allein wachsen sehen, auch für die

Digitized by Google

anderen Vorgänge, die mit ihrem Wachstum zusammenhängen, in erster Linie verantwortlich zu machen ist, also für die Zerlegung des Dottermaterials in Zellen, was wohl von niemand mehr bestritten werden wird, dann aber auch für die Anordnung der Zellen und ihre Sonderung in die einzelnen Schichten und Organe, wobei die im XIX. bis XXV. Kapitel besprochenen äußeren und inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses mitwirken. So führt uns auch der eben durchgeführte Gedankengang wieder zu der Hypothese, daß in der Kernsubstanz das Idioplasma oder der als Träger der erblichen Eigenschaften wirksamste Teil der Zelle zu suchen ist.

Als Einwand gegen unsere Auffassung hat man unter anderem geltend gemacht, daß sich der Kern vom Protoplasma nicht trennen lasse und daß er getrennt von ihm zugrunde gehe, oder man hat dagegen angeführt, daß Kern und Protoplasma einen beständigen Stoffaustausch miteinander unterhalten. Das sei alles zugegeben, wie wir denn selbst stets hervorgehoben und Beweise dafür zu erbringen versucht haben, daß der Kern sowohl einen Einfluß durch seinen Stoffwechsel auf das Protoplasma ausübt als auch auf Kosten des Protoplasma oder der in ihm eingeschlossenen Stoffe sich ernährt und wächst. Nur können wir nicht wie Verworn, hieraus als etwas Selbstverständliches den Schluß ziehen, daß dann jede Berechtigung fehle, einen einzigen Zellenbestandteil als Vererbungsträger zu bezeichnen, und daß dann das Protoplasma der Zelle genau von dem gleichen Wert für die Vererbung wie der Kern sein müsse.

Wenn in einem zentralisierten Organismus auch alle Teile zusammen gehören und voneinander getrennt oft nicht zu bestehen vermögen, so kann doch jeder Teil im Organismus eine besondere Rolle spielen, welche aufzusuchen die Aufgabe der Wissenschaft ist. Bei den höheren Organismen verlegen wir, worüber in früheren Zeiten ja auch sehr heftig gestritten worden ist, den Prozeß des Denkens hauptsächlich in das Gehirn hinein und lassen uns in dieser Ansicht nicht dadurch stören, daß zwischen Hirn und dem übrigen Körper ebenfalls fortwährend ein Stoff- und Kraftwechsel stattfindet, durch welchen auch die Hirnfunktionen, wie jedermann weiß, sehr wesentlich beeinflußt werden. Den Drüsen legen wir die Funktion bei, Verdauungssekrete zu bereiten, obwohl doch der Blutkreislauf und das Nervensystem bei dem Vorgang auch beteiligt sind. Oder bleiben wir bei der Zelle stehen, so legen wir das Vermögen energischer Zusammenziehung der quergestreiften Muskelsubstanz bei, obwohl sie von dem Protoplasma, ferner wohl auch von dem Kern in vielen Beziehungen beeinflußt wird, ohne welche beide sie nicht bestehen kann, und durch deren Vermittlung sie ernährt und immer wieder neugebildet wird.

Die Stoffwechselgemeinschaft verschiedener Gebilde eines Organismus kann daher wohl nicht als Grund gegen eine Theorie angeführt werden, durch welche dem Protoplasma und der Kernsubstanz eine verschieden hohe Organisation und eine damit zusammenhängende, verschiedene Rolle als Träger erblicher Eigenschaften zugewiesen wird. Auch wird damit selbstverständlicherweise gar nicht geleugnet, daß bei der Entstehung eines Organismus das im Ei enthaltene Protoplasma oder, soweit solches noch im Samenfaden zugegen sein sollte, auch dieses seine Eigenschaften direkt vererbt. Das scheint uns selbstverständlich, ist auch auf p. 419—421 ausdrücklich erwähnt worden. Es beweist aber nichts gegen die durch viele Gründe unterstützte Theorie, daß

Digitized by Google

für die Uebertragung erblicher Charaktere in erster Linie die feinere Organisation des Idioplasma oder der Kernsubstanz verantwortlich zu machen ist, jener Substanz, die durch ihren Einschluß in ein besonderes Bläschen den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels im Ernährungsplasma entzogen ist und durch die komplizierten Prozesse der Kernteilung, ihr Verhalten bei der Reife und Befruchtung des Eies etc. schon anzeigt, daß ihr eine besondere Rolle im Zellenleben zufällt.

Eingehender, als es der Raum in der allgemeinen Biologie gestattet, hat O. Hertwig die Berechtigung der Idioplasmatheorie zu begründen und die gegen sie gerichteten Angriffe zu widerlegen gesucht in seiner 1909 erschienenen Schrift: „Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre".

c) Die dritte Periode in der Eientwicklung. Von der zweiten Periode, welche durch die Vermehrung der Kernsubstanz, ihre gesetzmäßige Verteilung im Eiraum und die hiervon beherrschten organisatorischen Prozesse in der Anordnung der Zellen gekennzeichnet wird, ist die dritte Periode ebenfalls wieder durch die Natur der chemischen Prozesse, welche in ihr die Oberhand gewinnen, sehr wesentlich verschieden. Es werden nämlich jetzt von den in verschiedene Organe gesonderten Zellen aus dem Deutoplasma des Eies die **sehr verschiedenartigen chemischen Produkte gebildet, auf deren Anwesenheit die spezifischen Leistungen der einzelnen Organe und Gewebe beruhen**: Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin etc., Drüsensekrete, die Substanz der Muskel- und Nervenfibrillen etc. Indem jetzt die Plasmaprodukte mit der Gewebebildung mehr anwachsen, treten ihnen gegenüber Protoplasma und Kernsubstanz selbst in den Hintergrund, gleichzeitig aber gewinnt der Organismus den höchsten Grad seiner Leistungsfähigkeit. Denn diese ist an die verschiedenen Arten der Protoplasmaprodukte gebunden, welche daher auch als die Arbeitsmittel des Organismus bezeichnet werden können.

Die an dritter Stelle unterschiedenen chemischen Prozesse sind daher der Periode der histologischen Differenzierung und der funktionellen Tätigkeit des Organismus eigentümlich.

Digitized by Google

SECHSUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem.

Motto: Müsset im Naturbetrachten
Immer eins wie alles achten;
Nichts ist drinnen, nichts ist draußen:
Denn was innen, das ist außen.
GOETHE, Gott und Welt (Epirrhema).

Erfolgreiche Untersuchungen der letzten zwanzig Jahre über das Sexualitätsproblem haben unsere Kenntnisse auf dem unlängst noch in tiefes Dunkel gehüllten Gebiet in nennenswerter Weise gefördert, so daß wir jetzt in vielen Einzelfällen recht gut die Vorgänge, die zu einer geschlechtlichen Differenzierung führen, übersehen. Als besonders wichtiger Fortschritt konnte hierbei die Tatsache festgestellt werden, daß geschlechtsbestimmende Faktoren genau so wie andere Grundeigenschaften des Organismus nach den MENDELschen Regeln vererbt werden. Mehrere in den letzten Jahren erschienene zusammenfassende Referate [R. HERTWIG (XXVI 1912), SCHLEIP (XXVI 1912), MORGAN (XXVI 1913), CORRENS-GOLDSCHMIDT (XXVI 1913)] unterrichten uns über das durch Experiment und mikroskopische Beobachtung gewonnene neue, gewaltige Tatsachenmaterial. Aber je mehr wir uns auf Grund aller neugewonnenen Erfahrungen in das Geschlechtsproblem vertiefen, um so deutlicher erkennen wir, daß wir trotzdem von einer befriedigenden Gesamtlösung noch immer recht weit entfernt sind. Denn vielerlei wirkt hier erschwerend zusammen. Die Geschlechtlichkeit tritt nämlich bei den Organismen in der verschiedensten Weise und in allen möglichen Graden der Abstufung zutage. Dies läßt sich schon daran erkennen, daß die Namen „weiblich und männlich“ bald auf Kerne, bald auf Zellen (Gameten, Eier und Samenfäden), ferner aber auch auf ganze Organe, an denen primäre und sekundäre Geschlechtscharaktere ausgeprägt sind, und schließlich auf die ganzen vielzelligen Organismen angewandt werden.

In noch viel eingreifenderer Weise aber zeigt sich dies dadurch, daß die Ansichten, durch welche Faktoren der geschlechtliche Gegensatz aus einem zum Ausgang dienenden Zustand einer neutralen Indifferenz wachgerufen wird, je nach den Untersuchungsobjekten sehr verschieden ausfallen. Bald werden mehr innere, bald äußere Faktoren als die eigentlich ausschlaggebenden in den Vordergrund gerückt. Und doch kann, wie uns scheint, ein wirkliches Verständnis der das Sexualitätsproblem betreffenden Erscheinungen nur durch Berücksichtigung aller, sowohl innerer wie äußerer Faktoren, die in komplizierter, schwer zu entwirrender Weise zusammenwirken, allmählich gewonnen werden. Aus diesem Grund haben wir auch das vorliegende Kapitel, welches in der

Digitized by

vierten Auflage das zweiundzwanzigste bildete, jetzt an späterer Stelle, nämlich erst nach der Uebersicht über alle äußeren und inneren Entwicklungsfaktoren und getrennt von beiden gebracht. Zugleich ist durch das Motto am Eingang des XXVI. Kapitels noch deutlich ausgedrückt, daß wir gerade beim Sexualitätsproblem jede einseitige Beurteilungsweise haben vermeiden wollen.

1. Kurzer Ueberblick über die verschiedenen Formen, in denen geschlechtliche Gegensätze im Organismenreich hervortreten.

In dem Abschnitt über die Urformen der geschlechtlichen Zeugung (Kapitel XI, 5) wurde schon hervorgehoben, daß bei vielen niedersten Organismen die Fortpflanzungszellen, die sich bei der Befruchtung verbinden, morphologisch einander völlig gleich sein können: sie heißen daher auch Isogameten. Wenn sie trotzdem in physiologischer Hinsicht als geschlechtlich different betrachtet werden können, soll dies nach der Sexualitätshypothese von Bütschi (1887), Schaudinn (1905), Prowazek (1904) und Hartmann (1909, 1918), in der Weise zu erklären sein, daß ihre Kerne sexuell verschieden sind. Durch den Befruchtungsprozeß mit seiner Kernverschmelzung soll dann nach der Anschauung der genannten Forscher ein Ausgleich der verschiedenen sexuellen Tendenzen des weiblichen und des männlichen Kerns herbeigeführt werden.

Bei der überwiegenden Mehrzahl aller sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismen sind zu den leider noch immer etwas hypothetischen sexuellen Differenzen der Kerne solche des Protoplasma hinzugetreten. Die Isogameten sind dadurch zu Anisogameten geworden. Hierbei sind die äußerlich erkennbaren sexuellen Verschiedenheiten zwischen weiblichen und männlichen Fortpflanzungszellen in der Reihe der Organismen in sehr wechselndem Grade ausgebildet und haben namentlich bei den vielzelligen Tieren zu dem morphologisch so scharf ausgeprägten Unterschied von Ei- und Samenzellen geführt, von denen die Eier zu den größten, die Spermatozoen zu den kleinsten Zellen des tierischen Organismus gehören.

Ferner können wir bei den mehrzelligen Organismen neben den sexuellen Kern- und Plasmadifferenzen der Gameten noch andere sexuelle Unterschiede feststellen, wenn größere Zellkomplexe die Aufgabe, Eier oder Samenfäden zu bilden übernehmen, und sich infolgedessen selber in weiblicher oder männlicher Richtung, wie wir sagen, differenzieren. So kommt es zur Bildung von weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen. Hierbei kann man prinzipiell zweierlei Arten derselben unterscheiden, je nachdem die Geschlechtsorgane von diploiden oder haploiden Zellen gebildet werden. — Bei den niedriger organisierten Pflanzen werden die Gameten in Antheridien und Archegonien gebildet, wie wir die Geschlechtsorgane der haploiden Generation, des Gametophyten oder des „Haplonten“, nennen. Die aus der Vereinigung der Gameten entstehende diploide Generation, der „Diplont“ ist bis zu den Moosen und isosporen Farnen hinauf geschlechtlich indifferent. Erst bei den heterosporen Farnen (z. B. Selaginella und Marsilia) und weiter bei allen Phanerogamen setzt auch im diploiden Sporophyten eine geschlechtliche Differenzierung ein. Hiermit tritt eine zweite Art von Geschlechtsorganen auf. Wir finden von jetzt ab nicht mehr Isosporen in Isosporangien, sondern Makro- und Mikrosporen in Makro- und Mikro-

Digitized by Google

sporangien (bzw. Embryosack- und Pollenmutterzellen in Frucht- und Staubblättern). Aus ihnen entsteht ein männlicher oder weiblicher Gametophyt.

Wenden wir uns nun zu den Verhältnissen bei den Tieren, so werden hier, wie bei den höheren Pflanzen, Geschlechtsorgane aus diploiden Zellen gebildet. Denn es ist in gewisser Beziehung erlaubt, die Hoden und Ovarien den Frucht- und Staubblättern der Pflanzen gleichzusetzen. Dann spielt sich in ihnen bei den Tieren wie bei den höheren Pflanzen der Reduktionsprozeß ab, welcher diploidkernige Zellen zu haploidkernigen macht; in dem Ovarium und Makrosporangium entstehen so weibliche, im Hoden und Mikrosporangium männliche Haplonten. Der einzige Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen ist der, daß bei den Tieren die haploiden Zellen direkt ohne weitere Zellteilungen selbst zu den Gameten werden, bei den Pflanzen dagegen erst ein ungeschlechtlicher Vermehrungsprozeß eine haploide Zellgeneration entstehen läßt, an deren Ende es zur Produktion der Ei- und Samenzelle kommt. Nichtsdestoweniger könnten wir, ebenso wie es bei den Tieren ohne weiteres bei den Hoden und Ovarien geschieht, auch bei den Pflanzen die Makro- und Mikrosporangien bzw. die Frucht- und Staubblätter als Geschlechtsorgane des Diplonten bezeichnen, wenn wir Geschlechtsorgane einen jeden Zellkomplex nennen, der geschlechtlich differenzierte Zellen, die aber selbst noch nicht Gameten zu sein brauchen, hervorbringt. Auch geschlechtlich differenzierte Zellen können sich eben, wie die pflanzlichen Sporen zeigen, längere Zeit ungeschlechtlich fortpflanzen, d. h. sich ohne den Geschlechtsakt der Befruchtung vermehren.

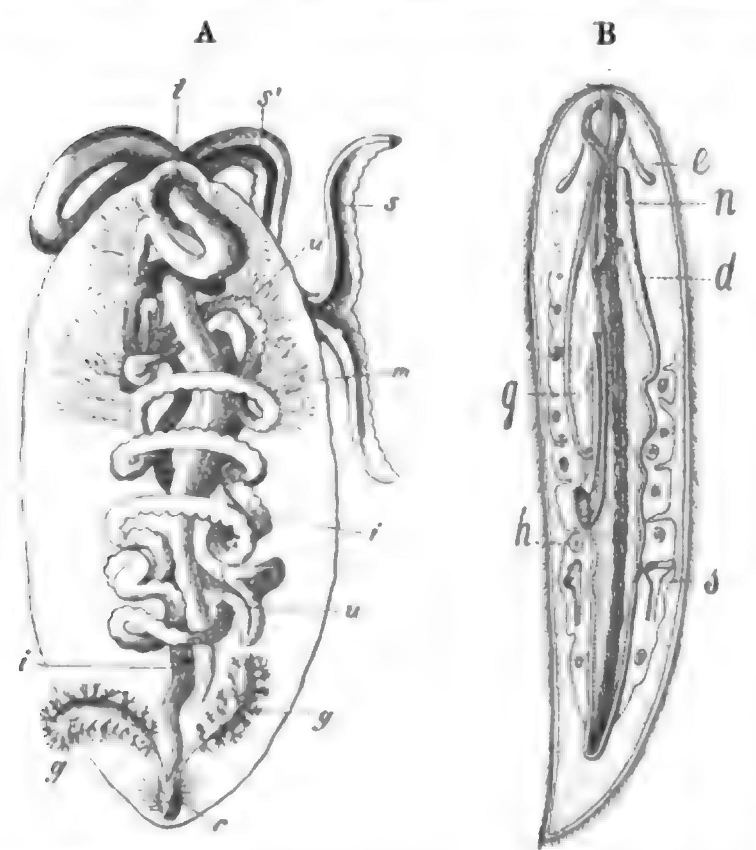


Fig. 471. **Bonellia viridis.** A Weibchen (aus HUXLEY). *s* Kopflappen, *i* Darm, *u* einziges Segmentalorgan, welches als Eileiter funktioniert, *m* Muskeln, welche sich an den Darm ansetzen, *c* Kloake, *g* Exkretionsorgane. B Männchen, sehr stark vergrößert (nach BALTZER). *d* rudimentärer Darm, *g* Segmentalorgan mit Flimmertrichter, welches als Vas deferens funktioniert, *h* die in der Leibeshöhle reifenden Samenballen, *n* Nervensystem, *e* Protonephridien, *s* Nephridien.

Zu den sogenannten primären Geschlechtscharakteren, wie sie durch die Gonaden repräsentiert sind, treten bei den meisten Tieren nun noch Organe, die teils zur Ausführung der Geschlechtsprodukte dienen, teils in noch entfernterer Beziehung zum Fortpflanzungsakt stehen, aber auch in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert sind. Ihre Gesamtheit wird mit dem Namen „sekundäre Geschlechtscharaktere“ bezeichnet. In besonders ausgeprägten Fällen sind schließ-

Digitized by Google

lich sehr viele Organe eines Individuums nach den Geschlechtern unterscheidbar, so bei manchen Säugetieren und Insekten, am meisten aber wohl bei dem Wurm Bonellia viridis (Fig. 471). Bei diesem weichen die Männchen nicht nur durch ihren Zwergwuchs, sondern auch sonst in ihrer ganzen Organisation so auffällig von den Weibchen ab, daß ihre Zugehörigkeit zur Species Bonellia lange Zeit unbekannt geblieben war.

Nach unserer Darlegung umfaßt also das Sexualitätsproblem eine ganze Reihe von geschlechtlichen Differenzierungen, die sich ganz gut in eine aufsteigende Stufenleiter anordnen lassen, nämlich männliche und weibliche Kerne, — Zellen (Samenfäden, Eier, Gameten), — Geschlechtsorgane des Haplonten (Antheridien und Archegonien), — männliche und weibliche ganze Haplonten, — Geschlechtsorgane des Diplonten (Hoden, Ovar, Makro- und Mikrosprorangien), — sekundäre Geschlechtscharaktere, — männliche und weibliche ganze Diplonten. Je höher ein Organismus phylogenetisch entwickelt ist und je komplizierter sein Bau ist, um so mehr Bestandteile sind entweder in männlicher oder in weiblicher Richtung differenziert.

2. Erklärungsversuche der in verschiedenster Weise sich äußernden sexuellen Unterschiede verschiedener Ordnung.

Es besteht nun die schwierig zu beantwortende Frage, ob und inwieweit es möglich ist, eine einheitliche Erklärung der Genese dieser verschiedenen, offenbar phylogenetisch allmählich und nacheinander entstandenen Differenzierungen zu geben, die nur das Gemeinsame haben, daß sie alle mit der geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung stehen.

Nach den Forschungsergebnissen des letzten Jahrzehntes hängt das Geschlecht einer Zelle, eines Organes oder eines ganzen Individuums einmal von dem Vorhandensein gewisser vererbbarer, im Idioplasma lokalisierter, geschlechtsdifferenzierender Faktoren ab, die aber zu ihrer Realisierung, wie alle anderen erblichen Anlagen, des Einflusses äußerer Faktoren bedürfen. Ob eine Pflanze weiß oder rot blüht, bestimmt einmal ihr idioplasmatischer Aufbau, zweitens die während der Entwicklung wirksamen Außenfaktoren, wie z. B. bei der Primel die Temperatur, und ebenso entscheidet darüber, ob eine Zelle oder ein Organ männlich oder weiblich wird, einmal der Besitz von männlichen oder weiblichen geschlechtsdifferenzierenden Genen und zweitens der Einfluß äußerer Faktoren.

a) Die Bedeutung äußerer Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Außer den direkten Einflüssen der Außenwelt besprechen wir hier auch nach der auf p. 518 aufgestellten Unterscheidung und Einteilung die inneren Faktoren im weiteren Sinne, das heißt: solche, welche vom Standpunkt der einzelnen Zelle aus betrachtet ebenfalls als äußere bezeichnet werden müssen. Hierher gehören also noch alle so überaus zahlreichen und mannigfaltigen Beziehungen, in denen die einzelne Zelle zu allen übrigen Zellen und zum Ganzen des übergeordneten Organismus steht. Während früher der Einfluß der äußeren Faktoren vielleicht etwas überschätzt, ist er namentlich in neuerer Zeit ungebührlich vernachlässigt worden.

Digitized by Google

Bei den Einzelligen ist leider über die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung der ganzen Gameten nur wenig bekannt. So ist es bisher nicht gelungen, durch Veränderung der äußeren Kulturbedingungen entweder nur weibliche oder männliche Gameten zu erzielen. Wenn es überhaupt zur Produktion von geschlechtlich an Stelle von ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Zellen kommt, so treten stets beiderlei Sorten von Gameten auf. Dagegen kann es bei den mehrzelligen Organismen wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine wichtige Ursache der oft so extremen geschlechtlichen Differenzierung in Eier und Samenfäden die verschieden gute Ernährung in den Keimorganen ist.

Geeignete Objekte für den experimentellen Nachweis, daß äußere Faktoren, wie gute oder geringere Ernährung von großer Bedeutung für die Differenzierung von weiblichen oder männlichen Geschlechtsorganen sind, liefern uns die monözischen Moose und Farne. Zahlreiche Beispiele lehren, daß die Produktion weiblicher Geschlechtsorgane (Archegonien) einen besseren Ernährungszustand der Pflanze voraussetzt, als die der männlichen, der Antheridien, wie OSCAR SCHULTZE (XXVI 1903) das Ergebnis zahlreicher Einzeluntersuchungen zusammenfassend hervorhebt. So erhielt PRANTL, als er Sporen der Form Osmunda und Ceratopterus auf stickstofffreie Nährlösungen aussäte, anstatt hermaphroditer nur Prothallien mit männlichen Geschlechtsorganen; doch wurden nachträglich neben den Antheridien auch noch Archegonien gebildet, wenn später salpetersaures Ammoniak der Nährlösung hinzugesetzt wurde. Umgekehrt wurden Prothallien mit nur weiblichen Geschlechtsorganen bei sehr stickstoffreicher Nährlösung gezüchtet. Durch eine andere Art der Versuchsanordnung konnte KLEBS (1896) gemischtgeschlechtliche Prothallien von Moosen und Farnen in getrenntgeschlechtliche mit nur männlichen Geschlechtsorganen umwandeln, indem er durch mangelhafte Beleuchtung den Nährungsprozeß hemmte.

Was hier über die Abhängigkeit der Geschlechtsorgane der Haplonten von äußeren Faktoren gesagt wurde, das gilt ebenso auch für die Geschlechtsorgane, die der Diplont bei den höheren monözischen Pflanzen in Form der weiblichen und männlichen Blüten bildet. Bei den einhäusigen Kürbissen und Gurken gelingt es dem Experimentator verhältnismäßig leicht, durch wechselnde äußere Bedingungen, wie die Intensität der Belichtung oder den Feuchtigkeitsgehalt oder die Düngung die Produktion entweder von weiblichen oder von männlichen Blüten nach Belieben zu fördern oder ganz zu unterdrücken und so aus der gemischtgeschlechtlichen Pflanze scheinbar eine getrenntgeschlechtliche zu machen. Bei der monözischen Maispflanze läßt sich, um noch ein anderes Beispiel anzuführen, durch Ersatz der schwefelsauren Magnesia in der Nährlösung durch unterschwefelsaure die Bildung weiblicher Blüten leicht unterdrücken.

Aber auch die Produktion ganzer in weiblicher oder männlicher Richtung differenzierter Haplonten und Diplonten ist gar nicht selten von äußeren, nicht idioplasmatisch bedingten Faktoren abhängig. Wenn bei den heterosporen Farnen aus einer Makrospore ein weiblicher Gametophyt mit Archegonien, aus einer Mikrospore ein morphologisch recht verschieden aussehendes männliches Prothallium mit Antheridien hervorgeht, die ganze haploide Generation somit geschlechtlich differenziert ist, so ist die Ursache zweifellos in dem verschiedenen Gehalt an Nährmaterialien zu suchen, welche die Makro- und Mikrosporen zu ihrer Entwicklung mitbekommen haben. Ebenso sind einige Fälle bei Tieren

Digitized by Google

aus verschiedenen Stämmen bekannt, wo durch die verschiedene Größe der Eier der gesamte Diplont, d. h. also das sich aus dem betreffenden Ei entwickelnde tierische Individuum, geschlechtlich in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert ist. Das bekannteste Beispiel liefert die von KORSCHELT (1882), später von MALSEN (1906) und NACHTSHEIM (1914) untersuchte Turbellaria Dinophilus. Dieser Wurm legt Kokons ab, in welchen neben großen Eiern sich auch auffallend kleinere befinden (Fig. 472). Die einen entwickeln sich nach der Befruchtung zu Weibchen, die anderen zu den durch geringere Körpergröße ausgezeichneten Männchen. In diesem Fall kann die Befruchtung keinen Einfluß mehr auf das Geschlecht des sich bildenden Wurms ausüben. Denn schon ehe sie erfolgt, haben die Eier im Ovarium ihre über das Geschlecht entscheidende Größe erreicht, und zwar entstehen sie nach den neuesten Untersuchungen von NACHTSHEIM (XXVI 1914) durch Verschmelzung mehrerer Ovozyten, wobei zur Bildung eines Weibcheneies wahrscheinlich mehr Ovozyten notwendig sind als zur Bildung eines kleineren Männcheneies. Aehnliche Verhältnisse sind auch bei einigen Aphiden nachgewiesen worden. Die Phylloxera zum Beispiel werden beim Eintritt ungünstiger Ernährungsverhältnisse von einzelnen parthenogenetischen Weibchen größere „weibliche“, von anderen kleinere „männliche“ Eier gelegt, so daß auch hier schon von der Bildung der Richtungskörper und der sich mit ihr vollziehenden Chromosomenverteilung darüber entschieden und an der Eigröße zu erkennen ist, ob sich ein Männchen oder ein befruchtungsbedürftiges Phylloxeraweibchen bilden wird.

Fig. 472. **Eikokon von Dinophilus apatris mit größeren Eiern (♀), aus denen Weibchen, und kleineren (♂), aus denen Männchen hervorgehen.** Nach KORSCHELT.

Durch die soeben angeführte Beobachtung wurden BEARD, V. LENHOSSEK und O. SCHULTZE in zusammenfassenden Abhandlungen, die sie im Jahre 1903 über das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen veröffentlichten, zu der in ihrer Verallgemeinerung irrtümlichen Auffassung geführt, „daß die Bestimmung des Geschlechts ein Vorrecht des mütterlichen Organismus ist und daß diese Bestimmung schon vor der Befruchtung im Ei vollzogen erscheint“.

Wenn wir schließlich noch die Ursachen für die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere in weiblicher oder männlicher Richtung betrachten, so können wir auch hier in zahlreichen Fällen einen Einfluß nicht idioplasmatisch bedingter Faktoren konstatieren. Sehr beweisend ist hier der Fall der bereits erwähnten, durch ihren Geschlechtsdimorphismus ausgezeichneten Bonellia (Fig. 471). Nach den trefflichen Untersuchungen von BALTZER (XXVI 1914) ist das befruchtete Ei und die ganz junge Larve noch geschlechtlich indifferent. Wenn nun die indifferente, im Wasser umherschwärmende Larve Gelegenheit zu parasitischer Lebensweise am Rüssel eines alten Weibchens findet, sich an ihm festsetzt und gewisse Substanzen (BALTZER nennt sie direkt geschlechtsbestimmende) aus dem Wirtstier aufnimmt, so entwickelt sich aus ihr ein Männchen. Fehlt dagegen die Gelegenheit zum Parasitismus durch Mangel von weiblichen ausgewachsenen Tieren, sind die Larven

Digitized by Google

also zu freier Lebensweise genötigt, so entstehen fast ausschließlich Weibchen. Gibt man den schwärmenden indifferenten Larven Gelegenheit zum Parasitismus, unterbricht man diesen aber, wie BALTZER es tat, vorzeitig, indem er die Larven künstlich vom Rüssel des Wirtstieres ablöste und sie freilebend weiterzüchtete, so entstehen Zwitter. Es hängt also von der Dauer des Parasitismus ab, ob bei diesem Experiment zweigeschlechtliche Hermaphroditen oder ob Gynandromorphe entstehen, bei denen zwar Keimorgane nur des einen Geschlechtes, daneben aber die sekundären Geschlechtsmerkmale beider Geschlechter als Mosaik gemischt vorhanden sind. Bei der künstlichen Ablösung vom Rüssel sind die einzelnen Organe in einem verschieden weit vorgeschrittenen Stadium geschlechtlicher Differenzierung. Die einen sind schon durch den Einfluß der vom Wirtstier gelieferten nährenden Substanzen stets männlich differenziert, bei anderen dagegen, die sich erst später entwickeln, hat die Differenzierung in männlicher Richtung noch nicht begonnen. Fehlt bei ihrer Differenzierung der adäquate, in männlicher Richtung wirksame Reiz infolge der experimentellen Ablösung vom Wirtstier, so entwickeln sie sich in weiblicher Richtung. Besonders interessant ist der sich aus diesen Beobachtungen ergebende, von BALTZER gezogene Schluß, daß „die zu Männchen sich entwickelnden Larven alle Merkmale der Organisation des Weibchens besitzen, daß trotz der gewaltigen Verschiedenheit in geschlechtsreifem Zustand Männchen und Weibchen von Bonellia in ihrer Organisation fast durchweg homolog sind“.

Ebenso wie bei Bonellia entwickeln sich bei der Mehrzahl der Tiere mit ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmalen letztere zum großen Teil aus indifferenten Anlagen durch den Einfluß spezifischer Stoffe, die als Hormone bezeichnet und von den Keimdrüsen geliefert werden. Auch hier bestimmen also nicht idioplasmatisch bedingte Unterschiede, sondern gewisse chemische, im Körper produzierte Substanzen die Entwicklung in männlicher oder in weiblicher Richtung, wie im Kapitel XXIII schon näher ausgeführt worden ist.

Aus den zahlreichen soeben angeführten Beispielen läßt sich erkennen, daß äußere, nicht idioplasmatisch bedingte Faktoren häufig eine wichtige Rolle beim geschlechtlichen Differenzierungsprozeß spielen, und zwar erstreckt sich ihre Wirksamkeit auf alle die verschiedenen Formen und Grade, in denen sich, wie wir am Anfang des Kapitels dargelegt haben, die Geschlechtlichkeit äußern kann. Namentlich wirkt die reichere Ernährung entschieden in weiblich fördernder Richtung ein.

b) Die Bedeutung innerer, auf der Zusammensetzung des Idioplasma beruhender Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der modernen Erbforschung scheint uns der Nachweis zu sein, daß die Entwicklung des Keims in weiblicher oder männlicher Richtung von einer besonderen Anlage der Erbsubstanz, einem Gen, abhängig ist. Der Nachweis konnte bisher schon an zahlreichen Vertretern des Organismenreiches, an Pilzen, Moosen, höheren Planzen und zahlreichen Tieren der verschiedensten Stämme erbracht werden, so daß an der allgemeinen Gültigkeit für sämtliche geschlechtlich differenzierte Lebewesen wohl kaum mehr zu zweifeln ist.

Digitized by Google

Die Untersuchungen von BLAKESLEE (1904, 1906), BURGEFF (1914/15) und KNIEP (1919) haben für verschiedene Pilze zu dem Ergebnis geführt, daß bei ihnen die Reduktionsteilung der Kerne geschlechtsdifferenzierend wirkt. Aus dem Diplonten entstehen weibliche und männliche Haplonten im Verhältnis von 1 : 1. KNIEP faßt seine Untersuchungen an dem isogamen Antherenbrand, Ustilago violacea, dahin zusammen, daß „bei der Keimung der Brandsporen zwei äußerlich gleiche, innerlich (physiologisch) aber verschiedene Sorten von Sporidien entstehen. Kopulation tritt nur ein, wenn beide Sorten zusammenkommen. Da die Brandsporen sicher nicht geschlechtlich verschieden sind, und da die physiologische Geschlechtsdifferenzierung schon gleich nach der Keimung nachweisbar ist, so folgt mit größter Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der Reduktionsteilung zustande kommt. Wir dürfen annehmen, daß die beiden Sporidiensorten zwei verschiedene Gene enthalten, die bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt worden sind."

Bei dem Schimmelpilz Phykomyces nitens hat BURGEFF ebenso den Nachweis erbracht, daß aus dem geschlechtlich indifferenten Keimsporangium durch die Reduktionsteilung weibliche (+) und männliche (—) Myzelien entstehen. Als er nämlich P. nitens mit einer Mutante, der Varietät piloboloides kreuzte, erhielt er aus den Bastarddiplonten durch die Reduktionsteilung vier verschiedene Haplonten: P. nitens (+ und —) und P. piloboloides (+ und —). Die primären Sexualcharaktere dieses Pilzes werden also genau so vererbt, wie andere somatische Eigenschaften, sie werden nach den MENDELschen Regeln aufgespalten und umkombiniert. Der Schluß ist daher nach den Darlegungen in Kapitel XIII gerechtfertigt, daß sie durch bestimmte Gene in den Kernen repräsentiert werden. Wir wollen sie mit den Buchstaben F und M bezeichnen und darunter idioplasmatisch in den Kernen lokalisierte Erbfaktoren verstehen, die in weiblicher bzw. männlicher Richtung geschlechtsdifferenzierend wirken können, wenn die adäquaten äußeren Entfaltungsbedingungen dafür vorhanden sind.

Für die Moose haben die grundlegenden Arbeiten STRASBURGERS (1909) zuerst nachgewiesen, daß die Kerne bei dem Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung eine wichtige Rolle spielen. Es gibt hier eine ganze Anzahl Arten, deren Haplont nicht monözisch, sondern diözisch ist. Im Gegensatz zu den heterogenen Farnen läßt sich aber bei ihnen keinerlei im Diplonten erfolgende Differenzierung in Makro- und Mikrosporen beobachten. Trotzdem ist eine physiologische Verschiedenheit in geschlechtlicher Beziehung vorhanden. Denn aus der Hälfte der Sporen entwickeln sich weibliche, aus der anderen Hälfte männliche Moospflänzchen. Daß hier die physiologische Verschiedenheit der morphologisch gleichartigen Sporen durch Reduktionsteilung zustande gekommen ist, kann aus Untersuchungen von STRASBURGER geschlossen werden. Denn wie dieser bei dem Lebermoos Sphaerocarpus festgestellt hat, gehen bei ihm aus ein und derselben Sporenmutterzelle zwei Sporen mit männlicher und zwei Sporen mit weiblicher Tendenz hervor. Die Geschlechtstrennung muß daher offenbar durch eine Reduktionsteilung bewirkt worden sein.

Zu demselben Schluß sind ferner E. und E. MARCHAL (1911) durch ihre Regenerationsversuche mit diözischen Laubmoossporogonien geführt worden. Sie konnten zeigen, daß die durch Unterdrückung der Reduktionsteilung direkt aus dem Sporophyten gezüchteten diploidkernigen Moospflänzchen nicht mehr getrenntgeschlechtlich, sondern monözisch

waren. Bei den diözischen Moosen und wahrscheinlich auch bei den diözischen Schachtelhalmen verläuft die Reduktionsteilung in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Faktoren nicht äquationell, sondern differentiell; es werden zweierlei genotypisch verschiedene Sorten von Sporen, weibliche und männliche, zu gleichen Teilen gebildet. Nennen wir wieder die das männliche und weibliche Geschlecht bestimmenden Faktoren M und F, so könnte man, wenn man die Verhältnisse bei den diözischen Moosen allein berücksichtigt, zu der Vorstellung gelangen, als ob durch die Reduktionsteilung die Faktoren M und F auf verschiedene Zellen verteilt würden. Denn es ist bisher trotz vieler Versuche nicht gelungen, durch äußere Faktoren das Geschlecht einer diözischen Moospflanze zu ändern.

In dieser Beziehung bieten uns aber die diözischen Schachtelhalme ein etwas abweichendes Verhalten dar. Bei ihnen kann der Experimentator durch verschiedene Ernährung sowohl weibliche wie männliche, unter gewöhnlichen Bedingungen eingeschlechtlich diözische, auch zur Produktion von Geschlechtsorganen und Gameten des anderen Geschlechtes, damit also zur Monözie bringen. Hier müssen also die beiden Faktoren M und F in jedem Individuum enthalten sein. Im weiblichen überwiegt aber unter normalen Bedingungen der Faktor F, im männlichen umgekehrt der Faktor M. Während für einen monözischen Haplonten die Formel lauten würde M F, wobei $M = F$, so könnten wir für einen weiblichen Haplonten etwa die Formel M F, wobei $M < F$ ist, und für einen männlichen Haplonten die Formel M f, wobei $M > f$, aufstellen. Um die verschiedenen Resultate bei Moosen und Equiseten zu erklären, würde dann die naheliegende Annahme zu machen sein, daß bei den verhältnismäßig leicht geschlechtlich zu beeinflussenden Equiseten F und f in ihrer Potenz untereinander nicht sehr verschieden und sehr ähnlich der Potenz von M seien, während bei den diözischen Moosen F und f sehr stark voneinander und von dem Wert von M abweichen. Der bei der Befruchtung entstehende Diplont (Sporophyt) eines diözischen Mooses oder Equisetums hätte dann die Formel M F + M f und bei der Reduktionsteilung würden dann wieder zwei genotypisch verschiedene Sporen M F und M f entstehen.

Für viele Tiere hat die cytologische Erbforschung der letzten Jahre festgestellt, daß die Geschlechtsdifferenzierung durch idioplasmatisch fixierte Erbfaktoren bedingt ist. — Wie im Kapitel XI gezeigt wurde, unterscheiden sich in einer großen Anzahl mikroskopisch genau untersuchter Fälle männliche und weibliche Tiere durch den Chromosomenbestand ihrer Kerne. Bei den Insekten und Würmern sind gewöhnlich die Weibchen mit zwei, die Männchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom in ihren diploiden Kernen ausgestattet. Durch die Reduktionsteilung während der Spermiogenese wird das unpaare Chromosom nur einem Kern mitgegeben, so daß zwei Sorten von Samenfäden entstehen, solche mit und solche ohne ein Heterochromosom. Dagegen besitzen alle Eier nach der Reduktion ein Heterochromosom und geben mit denjenigen Samenfäden, die ebenfalls ein Heterochromosom haben, Weibchen, dagegen mit Samenfäden ohne das Heterochromosom Männchen.

Umgekehrt ist der Sachverhalt bei den Schmetterlingen. Bei ihnen ist das Männchen mit zwei Heterochromosomen, das Weibchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom ausgestattet. Demzufolge entstehen durch die Reduktionsteilung nur eine Sorte von Samenfäden, dagegen zwei Sorten von Eiern, von denen nach der Be-

Digitized by Google

fruchtung die Hälfte Männchen, die andere Hälfte Weibchen liefert. Also wirken hier geschlechtsbestimmend nicht Plasmaverschiedenheiten der Eier, wie bei Dinophilus, sondern Kern-, d. h. Idioplasmaverschiedenheiten, die durch die Reduktionsteilung geschaffen werden.

Ganz unabhängig von den cytologischen Ergebnissen hat die experimentelle Vererbungswissenschaft in erfreulicher Uebereinstimmung ebenfalls zu dem Ergebnis geführt, daß von den beiden Geschlechtern das eine heterogamet, das andere dagegen homogamet sein muß. Hier fallen ins Gewicht die Beobachtungen über die sogenannte geschlechtsgebundene Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften. Von den zahlreichen schon bekannten Beispielen sei eines hier kurz besprochen.

Bei der Obstfliege, Drosophila, treten sehr häufig Mutationen auf, von denen einige besonders interessant sind, weil sie vorwiegend nur bei dem einen Geschlecht, und zwar dem männlichen, beobachtet werden. Während normalerweise die Drosophila ampelophila rote Augen und lange Flügel hat, fand MORGAN (1910, 1911, 1913) bisweilen in seinen Kulturen weißäugige oder auch kurzflügelige Männchen, die er in zahlreichen Experimenten auf ihre Erblichkeitsfaktoren untersuchte. So kreuzte er z. B. ein normales, rotäugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen und erhielt eine ausschließlich rotäugige F^1-Generation mit einem Geschlechtsverhältnis von 1 : 1. Er zog daraus die nach den MENDELschen Regeln sich ergebende Folgerung, daß die rote Augenfarbe über die weiße dominierte. Ueberraschend war das Resultat der reziproken Kreuzung, weißäugiges Weibchen (das sehr selten auftritt) $\times$ normales rotäugiges Männchen. MORGAN erhielt stets, so oft er die Experimente auch wiederholte, 50 Proz. rote Weibchen + 50 Proz. weiße Männchen. Dieses Ergebnis ist nur dann zu verstehen, wenn das Männchen das Gen für die rote Augenfarbe in seinen diploiden Zellen nur einmal besitzt, also in dieser Beziehung heterozygot ist. Es müssen demnach zweierlei Spermatozoen gebildet werden. Die einen enthalten den Faktor rot, und wenn sie ein Ei, das in bezug auf den Faktor weiß homozygot ist, befruchten, so entstehen rotäugige Fliegen, da ja rot über weiß dominiert. Anders, wenn die zweite Art Spermatozoen, denen der Faktor rot fehlt, dieselben Eier befruchten. Dann werden nur weißäugige Nachkommen erzeugt. Auf diese Weise läßt sich gut erklären, warum die eine Hälfte der F^1-Generation rotäugig, die andere weißäugig ist; es bleibt aber noch die Frage zu beantworten, warum alle rotäugigen Tiere weiblich, alle weißäugigen männlich sind. Nach MORGAN (1913), WILSON (1912), GOLDSCHMIDT (1912) genügt hierzu eine einzige Annahme. — Auch bei Drosophila wurde, wie bei vielen anderen Insekten, cytologisch ein im männlichen Geschlecht unpaares Heterochromosom nachgewiesen. Wenn nun der Faktor für rotäugig, sowie für alle anderen hier nicht näher besprochenen, in Männchen von Drosophila im heterozygoten Zustand vorhandenen Gene, in eben diesem Heterochromosom lokalisiert sind, so wird uns der Mechanismus der geschlechtsgebundenen Vererbung ohne weiteres verständlich. Ein rotäugiges Männchen hat ein einziges x-Chromosom, und da in diesem der Faktor rot enthalten ist, besitzt es auch nur einmal das Gen rot. Ein weißäugiges Weibchen hat zwei x-Chromosome, beide ohne den Faktor rot. Die Nachkommen werden zur Hälfte zwei x-Chromosome besitzen, und zwar ein väterliches x-Chromosom mit dem Gen rot, ein mütterliches ohne dasselbe. Es werden dies also rotäugige Weibchen sein, da rot über weiß dominiert. Die andere Hälfte wird nur ein mütterliches x-Chromosom, das den

Faktor rot entbehrt, haben, und wird daher aus weißäugigen Männchen bestehen.

Bei der reziproken Kreuzung: rotäugige Weibchen × weißäugige Männchen sind natürlich alle Nachkommen rotäugig, da das homozygotische Weibchen jedem seiner Nachkommen einmal den dominanten Faktor rot liefert. Es folgt aus dieser Annahme weiter, daß ein weißäugiges Männchen niemals seiner männlichen Nachkommenschaft den Faktor für weiße Augen (bzw. das Fehlen von rot) übertragen kann. So erklärt sich die besonders auffallende Erscheinung, daß das mutierte Männchen nur durch seine Töchter, nie durch seine Söhne, die betreffende neue Eigenschaft auf seine Enkel übertragen kann, von denen nur die männlichen Individuen diese neue Eigenschaft auch zur Schau tragen, während sie im weiblichen Geschlecht zwar genotypisch vorhanden, sich aber, weil rezessiv, gegen das ebenfalls anwesende unmutierte Gen phänotypisch nicht äußern kann. Nur bei der Kreuzung eines solchen heterozygoten Weibchens mit einem mutierten Männchen entstehen auch homozygote, mutierte Weibchen, die die neue Eigenschaft nun auch sichtbar zeigen.

Während noch eine Reihe von anderen Tieren, wie z. B. auch der Mensch, und von den höheren Pflanzen das diözische Melandrium (Baur 1912 und G. H. Shull 1914) sich in bezug auf die geschlechtsgebundene Vererbung genau so wie Drosophila verhalten, liegen die Verhältnisse bei einigen Vögeln (Huhn, Kanarienvogel) und bei dem Schmetterling Abraxas grossulariata insofern umgekehrt, als hier die Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften nicht an das männliche, sondern an das weibliche Geschlecht gebunden ist. So ist z. B. die Varietät lacticolor des Stachelbeerspanners, die den geschlechtsgebundenen Vererbungstypus zeigt, umgekehrt wie die weißäugige Drosophila häufig in weiblichen, selten dagegen in männlichen Exemplaren anzutreffen. Die Eigenschaft lacticolor vererbt sich, wie Doncaster (1906) gezeigt hat, nur durch die Söhne auf die Enkel, von denen nur die weiblichen Exemplare in 50 Proz. als Varietät lacticolor auftreten. Aus dieser Beobachtung ist zu schließen, daß umgekehrt wie bei Drosophila bei Abraxas das weibliche Geschlecht heterozygot in bezug auf die Gene sein muß, die die geschlechtsgebundene Vererbungsweise zeigen.

Es ist nun von größtem Interesse, daß, ganz unabhängig von diesen durch das Vererbungsexperiment gewonnenen Resultaten, Seiler (1914, 1917) durch mikroskopische Beobachtung an Schmetterlingen den Nachweis erbracht hat, daß bei ihnen das weibliche Geschlecht ein unpaares Heterochromosom besitzt, also im Gegensatz zu den anderen Insekten und den Würmern das digametische ist. Wenn wir auch hier die Annahme machen, daß die Gene, die die geschlechtsgebundene Vererbungsform tragen, in dem Heterochromosom lokalisiert sind, so erklärt sich ohne weiteres das entgegengesetzte Verhalten, das zwischen Abraxas einerseits und Drosophila andererseits besteht. Es kann also wohl als Tatsache angesehen werden, daß die Gene für die somatischen Eigenschaften, die als geschlechtsgebundene vererbt werden, im Heterochromosom lokalisiert sind.

Weniger geklärt ist dagegen die Rolle, welche die Heterochromosomen bei der Geschlechtsdifferenzierung spielen. Als die Lehre Mendels zu immer zahlreicheren Untersuchungen den Anstoß gab, tauchte auch der Gedanke auf, daß in den Heterochromosomen zugleich auch die Träger gewisser geschlechtsdifferenzierender Gene zu erblicken seien. Castle (1909) stellte zuerst die Hypothese auf, daß zwei in weiblicher

Digitized by Google

und in männlicher Richtung wirksame Geschlechtsgene F und M ein mendelndes Paar bilden. Der Versuch aber, diese Gene in die Heterochromosomen zu lokalisieren, führte zu so unwahrscheinlichen Schlußfolgerungen, daß die Hypothese wieder verlassen werden mußte. Mehr Anklang fand bis vor kurzem die namentlich von WILSON (1911) vertretene Vorstellung, daß das ganze im Heterochromosom lokalisierte Chromatin oder doch wenigstens bestimmte Teile rein quantitativ bei der Geschlechtsdifferenzierung wirksam seien. Eine Dosis davon bewirkt nach seiner Meinung eine Entwicklung in männliche, 2 Dosen dagegen eine solche in weiblicher Richtung. Indessen ist auch diese Hypothese nicht mehr haltbar, seitdem SEILER bei den Schmetterlingen festgestellt hat, daß hier Eier mit 2 Heterochromosomen nicht ein Weibchen, sondern umgekehrt ein Männchen liefern.

Neuerdings nimmt daher GOLDSCHMIDT (1914) an, daß zwei verschiedene, in männlicher und weiblicher Richtung tätige Gene, M und F, an der Geschlechtsdifferenzierung beteiligt sind, daß diese aber nicht ein mendelndes Paar MF bilden, sondern daß je 2 M und je 2 F miteinander mendeln. Bei den Insekten und Würmern sind im weiblichen Geschlecht beide Faktorenpaare in homozygotem Zustand vorhanden, **MMFF**, wobei **F** über M dominiert. Beim Männchen dagegen ist das **F**-Paar in heterozygotem Zustand vertreten, als **F**f, wobei f entweder das völlige Fehlen oder auch nur eine geringe Stärke gegen **F** bedeutet. MM ist nun über **F**f dominant. Bei den Schmetterlingen ist nach GOLDSCHMIDTS Anschauung umgekehrt das Männchen in beiden Paaren homozygot **MM**FF, wobei **M** über F dominiert. Dem Weibchen kommt die Formel **M**mFF zu, wobei **M**m gegen FF rezessiv ist. Nimmt man nun noch ferner an, daß die Erbfaktoren, in denen beide Geschlechter homozygot sind, also MM bei den Insekten und Würmern, FF bei den Schmetterlingen, in einem gewöhnlichen Chromosomenpaar lokalisiert sind, die Gene aber, die bei dem einen Geschlecht im homozygoten, bei dem anderen im heterozygoten Zustand vertreten sind, also **F**f bei den Insekten und Würmern, **M**m bei den Schmetterlingen, Bestandteile der Heterochromosomen sind, so lassen sich alle bisher bekannten Tatsachen der experimentellen und cytologischen Erbforschung miteinander in volle Uebereinstimmung bringen.

c) Das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung.

Nachdem wir auf den vorausgegangenen Seiten haben feststellen können, daß bald mehr äußere, bald innere erbliche Faktoren bei der Bestimmung des Geschlechts als ausschlaggebend in den Vordergrund treten, wollen wir uns jetzt noch mehr Klarheit über das Zusammenwirken beider zu verschaffen suchen. Wir beginnen wieder mit den monözischen Pflanzenformen. Mag es sich bei ihnen um Haplonten oder Diplonten handeln, so halten sich nach unserer Annahme die Erbfaktoren M und F, die geschlechtsbestimmend in weiblicher oder männlicher Richtung wirken, das Gleichgewicht. Aeußere Umstände in dem früher definierten Sinne wirken dadurch geschlechtsdifferenzierend, daß sie bald dem weiblichen, bald dem männlichen Faktor das Uebergewicht verleihen oder einem allein zur Wirksamkeit verhelfen. Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den zahlreichen diözischen Haplonten und Diplonten. Hier ist in der einen Hälfte der Individuen das Gen F, in der anderen Hälfte das Gen M an Potenz dem anderen überlegen; hier können

Digitized by Google

daher die äußeren Faktoren oft keinen geschlechtsbestimmenden Einfluß mehr ausüben, namentlich wenn die Potenzunterschiede sehr groß sind, oder gar ein Faktor ganz fehlt. Doch sind einige Fälle auch bei den idioplasmatisch verschiedenen diözischen Haplonten und Diplonten bekannt, wo äußere Faktoren trotzdem geschlechtlich umstimmend wirken können, wahrscheinlich weil der Potenzunterschied zwischen M und F nur gering ist.

Die Prothallien der Schachtelhalme entwickeln sich gewöhnlich diözisch; werden sie aber extrem ernährt, so zeigt sich, daß eine sehr gute Ernährung die Ausbildung von weiblichen an Stelle von männlichen, dagegen eine Unterernährung die Produktion von männlichen Sexualorganen an eigentlich weiblichen Vorkeimen zur Folge hat. Durch Entzug oder Darbietung von Phosphaten läßt sich diese geschlechtliche Umstimmung, wie NOLL (1907) gezeigt hat, sicher erzielen.

Wird die in der Regel streng getrenntgeschlechtliche Lichtnelke Melandrium von dem Brandpilz Ustilago violacea infiziert, so kommt es unter der stofflichen Einwirkung des Pilzes zu einer weitgehenden Ausbildung der sonst ganz rudimentären Staubgefäße bei den weiblichen Pflanzen, die dadurch Hermaphroditen werden.

Aber nicht nur bei den Pflanzen, sondern auch bei den höheren Tieren sind mehrere hierher gehörende Beispiele bekannt. Sehr bemerkenswert sind die Versuche von R. HERTWIG (XXVI 1907, 1912), der dadurch, daß er Froscheier durch Trennung der kopulierten Pärchen überreif werden ließ, und dann erst dieselben befruchtete, eine bedeutende Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses 1♀ : 1♂, wie es für den Frosch als normal bezeichnet werden kann, nach der männlichen Seite erzielen konnte. In einigen Versuchen mit 90 Stunden überreifen Eiern erhielt R. HERTWIG ausschließlich Männchen, während dieselben Versuchspärchen aus Eiern, die in normaler Reife abgelegt worden waren, beiderlei Geschlechter in annähernd gleichem Zahlenverhältnis geliefert hatten. LEO ADLER (XXVI 1917), der diese Versuche mit dem gleichen Ergebnis wiederholte, entdeckte an den Fröschen aus der Ueberreifekultur gleichzeitig eine kropfartige Mißbildung der Schilddrüse und eine Wucherung der Thymusdrüse. Da nun diese Organe sich frühzeitiger als die Geschlechtsorgane differenzieren, so ist es, wie ADLER ausführt, möglich, daß die Veränderung an den genannten endokrinen Drüsen die primäre Folge der Eiüberreife darstellt, und daß die Hormone, die diese krankhaft veränderten Stoffwechselorgane absondern, ihrerseits einen geschlechtsdifferenzierenden Einfluß in männlicher Richtung auf die sich später entwickelnden Keimorgane ausüben.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß, wie schon PFLÜGER beobachtet, R. HERTWIG und seine Schüler KUSCHAKEWITSCH (1911) und WITSCHI (1914) genau beschrieben haben, die jungen Fröschchen nach der Metamorphose noch häufig längere Zeit geschlechtlich indifferent oder sogar hermaphrodit sind, ein Zeichen, daß der Potenzunterschied der geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren beim Frosch offenbar nicht sehr erheblich ist, und daher eine geschlechtliche Umstimmung bei ihnen leichter erfolgen kann, als bei der überwiegenden Mehrzahl der getrenntgeschlechtlichen Tiere, wo alle derartigen Versuche bisher ohne Erfolg geblieben sind (O. SCHULTZE 1903). Leider ist uns bisher nicht bekannt, welches Geschlecht beim Frosch das digamete in bezug auf die geschlechtsdifferenzierenden Gene ist.

Dagegen sind wir bei einem weiteren Fall, wo auch eine Art von Geschlechtsumstimmung vorliegt, mit den Chromosomenverhältnissen

Digitized by Google

genau bekannt. Der zur Gruppe der Nematoden gehörende Wurm Rhabditis nigrovenosa kommt in zwei miteinander alternierenden Formen vor, einer freilebenden, die aus weiblichen und männlichen Tieren besteht, und einer parasitisch in der Lunge des Frosches lebenden Generation, die hermaphrodit ist. Boveri (1911) und Schleip (1911) haben unabhängig voneinander nachgewiesen, daß in der freilebenden Generation die Weibchen 2, die Männchen 1 Heterochromosom in ihren Kernen führen, und daß die schmarotzenden hermaphroditen Tiere ebenfalls 2 Heterochromosomen, also den für das weibliche Geschlecht charakteristischen Chromosomenbestand besitzen. Wenn diese, sonst durchaus weiblich gebauten Tiere in ihrem Ovar zeitweise Samenfäden anstatt Eier bilden, so muß ein Außenfaktor unbekannter Art, vielleicht die mit dem Parasitismus verknüpften besonderen Ernährungsverhältnisse, den Faktor **F** in seiner Potenz gegenüber dem Faktor M geschwächt haben. Tatsächlich haben Boveri und Schleip nachgewiesen, daß ein Heterochromosom, nach unserer Annahme der Träger des Faktor **F**, bereits in den Spermiocyten ein abnormes Verhalten erkennen läßt und später sogar bei der Samenreife ganz aus den Kernen eliminiert wird.

Bemerkenswert ist ferner, daß bei einer größeren Anzahl von Nematoden, worauf Maupas (1901) zuerst aufmerksam gemacht hat, die Zahl der Männchen eine ganz verschwindend kleine ist. Auf 1000 Weibchen kommt kaum 1 Männchen. Die Weibchen sind dann stets hermaphrodit, d. h. sie entwickeln zeitweise in ihren Ovarien Samenfäden. Man nennt infolgedessen diese Drüsen auch Zwitterdrüsen.

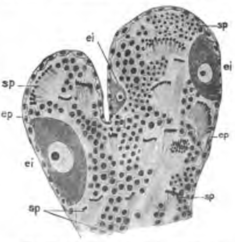


Fig. 473. **Ein kleines Stück der Zwitterdrüse von Helix im Durchschnitt.** Nach Korschelt und Heider. *ei* Oocyten, *ep* Epithel der Wandung (Keimepithel), *sp* Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatozoen.

Ebenfalls durch den Besitz von Zwitterdrüsen sind viele Schnecken ausgezeichnet. In allen Follikeln werden Eier und Samenfäden dicht nebeneinander ausgebildet (Fig. 473). Um eine Selbstbefruchtung zu verhindern, reifen dieselben jedoch zu verschiedenen Zeiten. Auf Grund vergleichend anatomischer Tatsachen nimmt man jedoch auch für diese Zwitter, ebenso wie für die erwähnten Nematoden, an, daß hier der Hermaphroditismus nicht primär ist, sondern aus dem getrenntgeschlechtlichen Zustand hervorgegangen ist, indem bei gleichzeitigem Schwund der Männchen weibliche Tiere männliche Sexualprodukte entwickeln, daß also auch hier eine Potenzschwächung von F gegenüber M eingetreten ist.

Digitized by Google

Schließlich sei in diesem Zusammenhang noch einmal darauf hingewiesen, daß bei den im männlichen Geschlecht digameten Insekten und Würmern die eine Hälfte der haploiden Spermiden nach ihrer Erbformel **MF** sich eigentlich in weiblicher Richtung differenzieren sollte. Wenn dies nicht geschieht, so läßt es sich in der Weise erklären, daß die Entwicklung in männlicher Richtung unter dem vorangegangenen Einfluß des nicht reduzierten diploiden Kernes **MMFf** bereits so fest im Plasma fixiert ist, daß der Potenzunterschied zugunsten des F-Faktors, der durch die Reduktion herbeigeführt worden ist, sich nicht mehr in weiblicher Richtung geltend machen kann. So kommt es, daß das physiologische Verhalten dieser Zellen gerade das Entgegengesetzte von dem ist, was wir nach ihrer Erbformel erwarten sollten.

3. Endergebnis der Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung.

Nach unserem Ueberblick über die geschlechtsbestimmenden Ursachen sei jetzt noch einmal auf die schon am Anfang des Kapitels aufgeworfene Frage eingegangen, ob eine einheitliche Erklärung des ganzen Problems der geschlechtlichen Differenzierung überhaupt möglich ist, ob wir für alle die verschiedenen Gebilde — Zellen, Organe, ganze Individuen — auf die sich die geschlechtliche Differenzierung nach unserer Darlegung erstreckt, überhaupt die gleichen geschlechtsdifferenzierenden Gene anzunehmen berechtigt sind, wie es auf den vorangegangenen Seiten geschehen ist, oder ob es deren viele verschiedene gibt und wir damit auf eine einheitliche Lösung des Problems verzichten müssen. Soweit die Frage bisher überhaupt klar formuliert worden ist, wurde sie meist zugunsten der zweiten Alternative beantwortet. So nimmt GOLDSCHMIDT (1911, 1914), der die primären und die sekundären Geschlechtsorgane bei den Schmetterlingen betrachtet, einmal je einen Erbfaktor für weibliche und männliche primäre Geschlechtsorgane F und M, außerdem aber noch ein zweites Faktorenpaar für weibliche und männliche sekundäre Geschlechtsorgane G und A an. BAUR (1914) meint, daß die „Geschlechtstrennung im Diplonten und im Haplonten ganz verschiedene Dinge seien". *Demgegenüber scheint uns eine einheitliche Lösung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung doch möglich, ja geradezu geboten zu sein. Für sie scheint uns der Umstand zu sprechen, daß die Reduktionsteilung bei den verschiedensten Lebewesen genotypisch in gleicher Weise, mag es sich um Haplonten oder Diplonten handeln, geschlechtsdifferenzierend wirkt, und daß ebenso die Wirkung ähnlicher äußerer Faktoren sich in hohem Maße übereinstimmend bei der geschlechtlichen Differenzierung von einzelnen isolierten Zellen oder von ganzen vielzelligen Individuen äußert.*

Ermöglicht wird aber eine solche einheitliche Lösung durch die einfache Annahme zweier geschlechtsdifferenzierend wirkender, in jedem Zellkern vorkommender Gene M und F, welche je nach dem Stärkeverhältnis untereinander und je nach der realisierenden Einwirkung nicht-idioplasmatischer Faktoren bald nur einzelne Zellen, bald ganze Zellkomplexe, bald ganze vielzellige Individuen zu männlichen oder weiblichen stempeln[1].

1) Eine ausführlichere Darstellung mit kritischen Erläuterungen findet der Leser in einem Aufsatz von GÜNTHER HERTWIG über das Geschlechtsproblem (XXVI 1920).

Digitized by Google

SIEBENUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasma als des Trägers der Arteigenschaften.

Das Problem der Vererbung.

Motto: „Jede organische Form ist das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist wie die organische Welt überhaupt." J. SACHS.

Aus unserer Untersuchung der äußeren und der inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses hatten wir uns die allgemeine Vorstellung gebildet, daß die einzelnen Organe durch Reize, auf welche sie zu reagieren eingerichtet sind, auch in das Leben gerufen werden. Danach würden Sehorgane nur unter dem Einfluß des Lichtes, welches ja von ihnen empfunden werden soll, Stützorgane, wo Zug und Druck auszuhalten sind, verdauende Drüsen unter dem Einfluß von Stoffen, welche zur Verdauungstätigkeit und Absonderung von Sekreten anregen, gebildet werden können, und zwar um so mehr, je stärker und häufiger die adäquaten Reize einwirken.

Diesen Vorstellungen entspricht nun aber nicht der Vorgang in der Ontogenie. Denn in der Entwicklung eines Organismus werden meistens die Organe lange Zeit, bevor sie in Funktion treten, in ihrer späteren Form angelegt: Speicheldrüsen, ehe Speichel abgesondert wird, mechanische Strukturteile, wie Knochen, noch bevor sie Zug und Druck auszuhalten haben, Augen und Ohren, noch bevor die Bedingungen, zu sehen und zu hören, für sie vorhanden sind, wie bei dem in der Gebärmutter eingeschlossenen menschlichen Embryo; verschiedene Arten von Gelenken Kugel-, Scharnier-, Drehgelenke etc., noch ehe die Gliedmaßen in der später ihnen eigentümlichen Weise bewegt werden.

Ja, es gibt sogar viele embryonale Organe, welche überhaupt niemals die Funktion, welche sie phylogenetisch einmal erfüllt haben, auszuüben in die Lage kommen, wie die im Zusammenhang mit der Kiemenatmung entstandenen Kiemenspalten, an welchen bei den Amnioten Kiemenblättchen nicht einmal mehr angelegt werden, oder wie die rudimentären Zahnanlagen, die bei manchen Embryonen der Bartenwale, der Schildkröten etc. an den Kieferrändern entstehen, aber nicht zum Durchbruch kommen.

Dasselbe kann man noch von manchen anderen Organsystemen und Geweben sagen. Ueberall ruft, zumal bei den höheren Wirbeltieren, ein Studium ihres Entwicklungsprozesses den Eindruck hervor, daß die Reize, welche später die Funktionierung der Teile bestimmen, zur Zeit ihrer ersten Entstehung noch gar nicht wirksam sein können, und daß somit

zahlreiche Anlagekomplexe gesondert und geordnet werden aus unbekannten Ursachen, aber gewissermaßen im voraus berechnet für Reize, die später eintreten und das vorgebildete Werkzeug zur Funktion anregen sollen.

Auf diese und ähnliche Tatsachen der Entwicklungsgeschichte pflegt sich WEISMANN gern zu stützen, indem er in ihnen Beweise gegen eine allgemeinere Gültigkeit des LAMARCKschen Prinzips erblickt, daß Organe durch Anpassung an äußere Verhältnisse oder durch Gebrauch und Nichtgebrauch ihre besondere Struktur erhalten. Als besonders beweiskräftig werden von ihm die Skeletteile der Gliedertiere angeführt, ihre Gelenkflächen mit den komplizierten Anpassungen an die verschiedenartigsten Bewegungsformen. „In allen diesen Fällen", bemerkt WEISMANN, „tritt erst das fertige, harte und unveränderbare Chitinstück in Tätigkeit, seine Anpassung an die Funktion muß also vorher erfolgt sein, unabhängig von dieser Funktion. Diese Gelenke und sonstigen Teilen haben sich demnach in genauester Weise für die Funktion gebildet, ohne daß doch diese einen direkten Anteil an ihrer Bildung gehabt haben kann."

WEISMANN hält es für unmöglich, die Gestaltveränderungen im Bau der Gelenke als direkte mechanische und hinterher vererbte Folge der veränderten Bewegungsweise aufzufassen und sucht das LAMARCKsche Prinzip durch seine Hypothese der Germinalselektion zu ersetzen. Für ihn ist „nicht die somatische Abänderung durch die Funktion das Primäre, sondern die Keimesänderung, der die somatische nur scheinbar vorhergeht".

In der Erklärung dieser und ähnlicher Verhältnisse stimmen wir mit WEISMANN darin überein, daß sie nicht unmittelbar auf Anpassung an äußere Verhältnisse oder auf den Gebrauch und Nichtgebrauch der Teile zurückzuführen sind. Auch geben wir ihm darin recht, daß die Erklärung in Eigenschaften des Idioplasma zu suchen ist. So erhalten wir bei weiterer Erörterung dieser Frage noch Gelegenheit, in die inneren Faktoren im engeren Sinne, in die Arteigenschaften des Zellenorganismus, welche als Anlagekomplex jedem Entwicklungsprozeß erst sein spezifisches und individuelles Gepräge verleihen, tiefer als in den früheren Kapiteln einzudringen. Dagegen weichen wir von WEISMANN vollkommen in der Beantwortung der Frage ab, wie das Idioplasma seine so außerordentlich komplizierten Eigenschaften, durch welche es der Ontogenie bis ins einzelne gewissermaßen seine Direktive gibt, erworben hat. WEISMANN sucht das Rätsel durch seine Hypothese der Germinalselektion zu lösen. Wir suchen die Erklärung in dem Problem der Vererbung.

Wie das am Eingange dieses Kapitels stehende, den Schriften von SACHS entlehnte Motto richtig hervorhebt, „ist jede organische Form das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist, wie die organische Welt überhaupt". Also hat auch das Idioplasma seine Geschichte, und seine gegenwärtige Konfiguration ist nur aus seiner historischen Entwicklung zu verstehen, durch welche es allmählich zu dem höchst komplizierten Gebilde geworden ist, das es nach unserer Annahme gegenwärtig bei den höheren Organismen darstellen muß. Ferner dürfen wir bei unseren Betrachtungen nicht übersehen, — denn einiges Nachdenken und das Studium der Ergebnisse der vergleichenden Morphologie und Ontogenie lehren es — daß wir es in jeder einzelnen Ontogenie nicht mit dem ursprünglichen phylogenetischen, sondern mit einem abgeänderten.

Digitized by Google

abgekürzten Entwicklungsprozeß der Organe zu tun haben. Denn es entspricht gewiß nicht dem Hergang in der Phylogenese, daß ein sich neu anlegendes Organ in seiner Form und Struktur gleich fertig auftritt und dann erst zu funktionieren beginnt. Struktur und Funktion, die nicht voneinander zu trennen, sondern wie Stoff und Kraft zusammengehörige Begriffe sind (vgl. p. 519—521), müssen sich vielmehr im phylogenetischen Prozeß Hand in Hand und Schritt für Schritt, und zwar sehr langsam, ausgebildet haben.

Aus einer Epithellamelle wird sich ein besonderes Organ, z. B. eine Muskelzellengruppe oder eine Drüse, nur dann absondern, wenn in ihr eine bestimmte Strecke eine eigenartige, aus ihren Beziehungen zum Organismus und zur Außenwelt bedingte Funktion und Struktur gewinnt, dadurch von ihrer Umgebung verschieden wird und eine besondere von ihrer Funktion abhängige Wachstumsenergie erhält.

Somit bleibt uns jetzt noch der Zusammenhang näher zu untersuchen, in welchem die Hypothese vom Idioplasma und das Vererbungsproblem zueinander stehen. Um in das Problem der Vererbung einen klaren Einblick zu gewinnen, muß man im Begriff Vererbung zwei verschiedene Vorstellungsreihen voneinander sondern, wie in den letzten Jahren häufig, besonders aber von Weismann, auseinandergesetzt worden ist. Man muß unterscheiden zwischen einer Vererbung ererbter und einer Vererbung neuerworbener Eigenschaften.

I. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Kontinuität der Generationen.

Die Eltern vererben auf ihre Kinder die Eigenschaften, welche sie selbst von ihren Vorfahren ererbt haben; sie geben einfach beim Zeugungsprozeß die Erbmasse weiter, in der Beschaffenheit, in welcher sie ihnen einst von ihren eigenen Erzeugern überliefert wurde. Die Uebereinstimmung der durch Zeugung auseinander hervorgehenden und sich in der Zeitfolge ablösenden Individuen erklärt sich in einfacher Weise daraus, daß sie immer aus derselben Anlagesubstanz hervorgehen, die von Individuum zu Individuum, von Generation zu Generation als Erbmasse übertragen wird. Die Glieder einer Generationsreihe müssen sich gleichen nach dem Grundsatz: Gleiches erzeugt Gleiches.

„Betrachtet man eine Reihe von Generationen in diesem Lichte", bemerkt Nägeli (I 1884), „so hat die Vererbung nur noch eine figürliche Bedeutung. Die wissenschaftliche Darstellung kann zwar des Bildes nicht wohl entbehren, ohne die bisherige Anschauung wesentlich zu ändern, aber gleichwohl stellt das Bild im Grunde die Wirklichkeit auf den Kopf. Denn statt daß die Eltern einen Teil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib und eine Generation nachher den seinem Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet." „Der ganze Stammbaum ist im Grunde ein einziges, aus Idioplasma bestehendes, kontinuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet."

Mit Recht erklärt Weismann, daß auf der Grundlage der Kontinuität des Protoplasma der Keimzellen die Tatsache der Vererbung bis zu einem gewissen Punkt, nämlich im Prinzip, begreiflich werde.

Digitized by Google

„Denn jetzt führe man sie wirklich auf Wachstum zurück, man betrachte jetzt mit gutem Grund die Fortpflanzung als ein Wachstum über das Maß des Individuums hinaus". Es ist dies ein prägnanter Ausdruck, welchen wohl Haeckel zuerst in seiner generellen Morphologie gebraucht hat.

Die Lehre, daß die Entwicklung der Organismenarten und die Vererbung auf Kontinuität beruht, ist ein Bestandteil fast aller Entwicklungstheorien. Die verschiedenen Formen der Präformation sowohl, als der Epigenesis, die Pangenesishypothese von Darwin ebenso wie Galtons Lehre vom Stirp, Weismanns Keimplasmatheorie und meine Biogenesis erklären die Uebereinstimmung der in einer Generationsreihe aufeinanderfolgenden Formen aus einer zwischen ihnen bestehenden Kontinuität.

Daß Entwicklung auf Kontinuität beruht, ist mehr wie Hypothese; es ist ein allgemeiner Erfahrungssatz. Denn alle Erfahrung lehrt, daß ein Organismus nur aus einem Organismus derselben Art wieder entstehen kann, und sie hat schon früh ihren wissenschaftlichen Ausdruck gefunden in den bekannten Sätzen: „Omne vivum e vivo." „Omne vivum ex ovo."

Nicht die Kontinuität des Lebens an sich, welche eine Erfahrungstatsache ist, sondern die Art und Weise, in welcher zwischen den einzelnen Gliedern einer Generationsreihe die Kontinuität, auf welcher ihre Artgleichheit beruht, hergestellt wird, ist das große Problem, welches in den einzelnen Theorien eine verschiedene Beantwortung gefunden hat.

Die alten Evolutionisten stellten sich die Kontinuität in der Weise vor, daß jedes organische Individuum zugleich auch der Träger ist aller nachfolgenden Glieder der Generationsreihe, welche gewissermaßen en miniature in ihm eingeschachtelt sind. Sie gleichen sich, weil sie alle gleichzeitig am Schöpfungstag als Repräsentanten einer Organismenart so geschaffen sind, daß sie durch den Entwicklungsprozeß im Laufe der Zeiten allmählich auseinander gewickelt werden können. Eine Kontinuität nimmt auch in seiner Theorie der Epigenesis C. F. Wolff, sowie sein Nachfolger Blumenbach an; nur stellen sie sich die Kontinuität in einer ganz anderen Weise als die Evolutionisten vor. Denn sie lassen die Verbindung von Organismus zu Organismus durch eine unorganisierte Substanz vermittelt werden, welche von dem ausgebildeten Organismus abgeschieden wird und mit einer formbildenden Kraft (nisus formativus) begabt ist, vermöge deren sie sich allmählich organisiert und die elterliche Form reproduziert.

Für denjenigen, der sich im vorigen Jahrhundert aus allgemeinen Gründen nicht auf den Standpunkt der Evolutionisten stellen konnte, scheint mir die Lehre Wolffs der naturgemäße Ausdruck für das Wissen seiner Zeit zu sein. Denn in einem Jahrhundert, in welchem man von feineren Organisationsverhältnissen der Pflanzen und Tiere und von chemischer Konstitution eines Stoffes so gut wie keine Ahnung hatte, lag es wohl am nächsten, schon dem unorganisierten Stoff Eigenschaften zuzuschreiben, welche, wie wir jetzt wissen, nur dem bereits schon hochorganisierten Stoff zukommen. Um ein gerechtes Urteil zu fällen, dürfen wir nicht vergessen, daß unsere Vorstellung einer feineren Organisation der den Körper bildenden Stoffe sehr jungen Datums ist. Nach Wolffs Ansicht war eine Leber, eine Niere oder irgendein Pflanzenorgan nach

Digitized by Google

Wegnahme der Gefäße weiter nichts als ein „Klumpen Materie, die zwar die Eigenschaften der tierischen und pflanzlichen Substanz haben kann, in der aber noch so wenig Organisation oder Struktur anzutreffen ist als in einem Klumpen Wachs".

Grundverschieden hiervon ist wieder die Vorstellung, welche sich Darwin in seiner Theorie der Pangenesis von der Art der Kontinuität zwischen den Gliedern der Generationsreihe zurechgelegt hat. Er sucht den Zusammenhang dadurch zu wahren, daß von allen einzelnen Organen des ausgebildeten Organismus kleinste Teilchen, Keimchen oder Gemmulae, abgegeben werden, die sich an einzelnen Stellen, besonders aber in den Geschlechtsorganen, anhäufen und sich untereinander zu Anlagekomplexen, zu den Geschlechtsprodukten, verbinden. Der aus ihnen entstehende kindliche Organismus muß den Erzeugenden gleichen, weil er von allen ihren Teilen die Anlagen erhält.

Die Pangenesis von Darwin ist ebenso wie die alte Präformationstheorie ein lehrreiches Beispiel einer künstlich konstruierten Hypothese. Formell lassen sich durch ihre Annahme alle Tatsachen der Vererbung erklären; aber die Erklärung ist nicht mehr als eine bloße Scheinerklärung, ebenso wie die Lehre von den eingewickelten Keimen. Denn die Annahme, auf welcher die Pangenesis beruht, wie die Abgabe und der Transport der Keimchen, stehen in Widerspruch mit Ergebnissen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, besonders der beiden grundlegenden Disziplinen der Embryologie und Zellenlehre, deren Hauptentwicklung in Darwins spätere Jahre fällt und denen er in seiner ganzen Arbeitsweise und Gedankenrichtung nicht recht nahe getreten ist.

Bei der Aufstellung einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie hat aber schließlich die **allgemeine Biologie** das entscheidende Wort. Sie hat uns in dem reichen Schatz des in unserem Jahrhundert angesammelten tatsächlichen Wissens einige Grundsteine für den Ausbau einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie durch die Lehre von der Zelle geboten.

Die Kontinuität in der Entwicklung wird weder durch eingeschachtelte Miniaturgeschöpfe, noch durch Absonderung eines unorganisierten, mit einem Nisus formativus begabten Bildungsstoffes, noch durch eine aus Keimchen zusammengesetzte, gewissermaßen einen Extrakt des Körpers darstellende Substanz bewirkt, sondern durch die Zelle, einen lebenden Elementarorganismus, durch dessen Vervielfältigung und Vereinigung alle pflanzlichen und tierischen Gestalten hervorgehen. Die Kontinuität der organischen Entwicklung und des organischen Lebens beruht also auf dem Grundsatz: Omnis cellula e cellula. Durch die Zelle werden die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder übertragen, sie ist der Träger der Eigenschaften, durch welche sich eine Organismenart von der anderen unterscheidet. Daher erklärte ich in meinen Zeit- und Streitfragen der Biologie: „Eine Vererbungstheorie muß mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen sein. Wer die Pangenesis Darwins, Galtons Lehre vom Stirp, die Idioplasmatheorie Nägelis, die Keimplasma- und die Mosaiktheorie auf ihren Erklärungswert und ihre Berechtigung prüfen will, wird sich daher stets vor die Frage gestellt sehen: Wie lassen sich diese Lehren mit unserer Auffassung von der Organisation und der Funktion der Zelle vereinen?"

Digitized by Google

ACHTUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Das Problem der Vererbung.

(Fortsetzung.)

II. Die Vererbung neuerworbener Eigenschaften.

Während an „der Vererbung ererbter Eigenschaften“ als einer nicht wegzudiskutierenden Tatsache von den Naturforschern festgehalten wird, gehen hinsichtlich des zweiten Problems, mit welchem wir uns jetzt beschäftigen wollen, ihre Ansichten in diametral entgegengesetzten Richtungen auseinander. Sind doch in der Neuzeit nicht wenige Stimmen laut geworden, welche das Problem überhaupt ganz aus der Welt schaffen wollen, indem sie schon die Möglichkeit einer Vererbbarkeit neuerworbener Eigenschaften glauben in Abrede stellen zu müssen.

Den prononziertesten Standpunkt hat auch in dieser Beziehung Weismann eingenommen und sich dabei zugleich das Verdienst erworben, die Diskussion über das Vererbungsproblem wieder in lebhaften Fluß gebracht, viele Fragen schärfer formuliert und auch manches alte Vorurteil beseitigt zu haben. Die Vererbung erworbener Eigenschaften sucht er als eine unmögliche Annahme darzustellen, weil er sich keinen Mechanismus denken kann, durch den sich Zustände anderer Körperteile und Veränderungen den Keimzellen derart mitteilen sollten, daß die Substanz des Keimes „korrespondierend verändert würde“. Außerdem aber sieht er sich auch noch „durch eine Reihe großer Gruppen von Tatsachen verhindert, eine derartige Vererbung als wirklich vorkommend anzunehmen“.

Indem Weismann der Anpassung der Organismen an äußere Verhältnisse keinen Einfluß auf das Zustandekommen neuer Artcharaktere einräumt, weil die während des individuellen Lebens erworbenen Eigentümlichkeiten seiner Meinung nach nicht auf den Keim übertragbar sind, muß er notwendigerweise zu der Annahme geführt werden, daß neue Artcharaktere direkt vom Keim aus bewirkt werden. Auf diesen Standpunkt ist in der Tat auch Weismann immer mehr geführt worden, bis er ihn zuletzt in seinen Schriften „Die Allmacht der Naturzüchtung“ und „Ueber Germinalselektion“ in aller Konsequenz durchgeführt hat. In ihnen sucht er alle Veränderungen in der Organismenwelt durch zufällige Keimesvariation und durch Naturzüchtung zu erklären.

Weismanns Ansichten haben auf vielen Seiten Beifall gefunden. Es gibt nicht wenige, welche die Uebertragbarkeit erworbener Charaktere als eine wissenschaftlich unhaltbar gewordene Lehre betrachten. „Für denjenigen, der sich die Größe des Rätsels der angeblichen Uebertragung von Veränderungen des Personalteils auf den Germinalteil vorgestellt hat“, bemerkt Roux, „ist die von Weismann sorgfältig be-

Digitized by Google

gründete und neben ihm auch von anderen angebahnte Theorie von der Kontinuität des Keimplasma die Erlösung von einem auf unserem Erkenntnisvermögen lastenden Alp, die Befreiung von zwei der schwierigsten entwicklungsmechanischen Probleme, von Problemen, welche schwerer lösbar erscheinen als das der Entstehung des Zweckmäßigen ohne zwecktätiges Wirken".

Auch in dieser Hinsicht ist unser Standpunkt ein entgegengesetzter. Wie DARWIN und SPENCER, VIRCHOW, HAECKEL, HERING, NÄGELI u. a. halten wir an der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften fest. Ohne ihre Annahme würde in der Kontinuität des organischen Entwicklungsprozesses eine Lücke entstehen, würden wir auf eines der wichtigsten Erklärungsprinzipien für die Entwicklung der Organismenwelt verzichten. Hiermit wollen wir natürlich keineswegs alles gutheißen, was in der Literatur über Vererbung erworbener Eigenschaften geschrieben ist. Wir sind darin ganz der Meinung von WEISMANN, daß die Angaben von Vererbung von Verstümmelungen, von zufälligen Verletzungen, von dieser und jener Krankheit teils irrtümlich sind, teils mit der größten Skepsis beurteilt werden müssen.

Man hat gegen die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften als Grund vorgebracht, daß die Uebertragung von Veränderungen des „Personalteiles" auf den „Germinalteil" mechanisch nicht vorstellbar sei. Wir geben zu, daß die Erklärung der Uebertragung zu den schwierigsten Problemen gehört, müssen aber dabei gleichzeitig hervorheben, daß diese Schwierigkeit nicht minder für den umgekehrten Prozeß besteht, für die Entfaltung der in der Erbmasse der Zelle gegebenen unsichtbaren Anlagen zu den sichtbaren Eigenschaften des Personalteiles. Denn kann sich etwa jemand „mechanisch" vorstellen, wie es das Idioplasma oder der Keim anfängt, daß sich aus ihm ein Auge oder ein Hirn mit seinen millionenfach verschlungenen Nervenbahnen, für einen erst später zu erfüllenden Zweck auf das beste im voraus angepaßt, bildet? Wir sind im einen wie im anderen Fall noch weit davon entfernt, in die innere Werkstatt der Natur hineinzusehen, und müssen uns hier wie dort bescheiden, wenn es uns gelingt, ein wenig den Schleier zu lüften.

Es kann im folgenden nicht meine Aufgabe sein, das schwierige Problem eingehender zu erörtern. Denn Experimente, welche die Vererbbarkeit erworbener Charaktere gleichsam ad oculos demonstrieren, sind in der Literatur noch sehr spärlich zu finden. Da aber das Thema in letzter Zeit wieder vielfach verhandelt worden ist und mit allen Fragen der Theorie der Biogenesis so innig verwebt ist, kann ich es auch nicht ganz mit Stillschweigen übergehen, sondern muß wenigstens in aller Kürze meinen Standpunkt darzulegen versuchen. Zum großen Teil freilich wird es mehr ein Hervorheben von dem sein, was schon von anderen Seiten darüber in treffender Weise gesagt worden ist.

Analysieren wir zuerst im allgemeinen den Vorgang, wie er sich bei der Uebertragung erworbener Eigenschaften vollziehen muß. Zunächst müssen äußere Ursachen in einem Organismus eine Veränderung bewirken. *Die Veränderung muß von Dauer sein*, sie darf nicht, wie es bei Veränderungen im Organismus so häufig der Fall ist, beim Aufhören der Ursache wieder in den früheren Zustand zurückfallen. *Sie muß ferner auch an derjenigen Substanz in der Zelle eingetreten sein, welche wir als ihre Erbmasse (Idioplasma) bezeichnet haben.* Dann erst hat die Zelle durch äußere Ursachen eine neue Anlage erworben und wird befähigt, gegen früher in ver-

Digitized by Google

änderter Weise zu wirken, so oft die Anlage im Lebensprozeß der Zelle Gelegenheit zu ihrer Entfaltung findet. Da die neuerworbene Anlage von Dauer ist, muß sie bei jeder Vermehrung durch Teilung auf die Tochterzellen mitübertragen werden.

Somit erblicke ich denn in Uebereinstimmung mit den in meiner Theorie der Biogenesis entwickelten Gesichtspunkten in der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft nicht mehr und nicht minder als die Uebertragung einer Veränderung, welche durch die Einwirkung der Umwelt in einer Zelle hervorgerufen, in ihrem Idioplasma fixiert und zu einer Anlage gemacht worden ist, auf die durch Teilung von ihr abstammenden Deszendenten.

Die Vererbung kann sowohl auf vegetativem wie auf geschlechtlichem Wege erfolgen. Im zweiten Fall wird in der Entwicklung der befruchteten Eizelle die neu erworbene Eigenschaft oft weniger deutlich in die Erscheinung treten, wenn im Befruchtungsprozeß nur eine der beiden Keimzellen Träger der neuerworbenen Eigenschaften gewesen ist.

Bei dieser Definition ist der Vorgang der Vererbung erworbener Eigenschaften, wenn wir ihn in seine einfachsten Elemente zerlegen, mit nichts Wunderbarem behaftet und jedenfalls nicht unverständlicher als jeder andere Prozeß, der sich als Ursache und Wirkung im Bereich des Organischen abspielt. Einige Beispiele sollen den Vorgang nicht nur noch begreiflicher machen, sondern auch zeigen, daß er tatsächlich existiert. Wir wollen dabei vom Einfacheren zum Komplizierteren fortschreiten. Wie leicht verständlich ist, wird sich die Vererbung erworbener Eigenschaften bei den Einzelligen am einfachsten gestalten und am leichtesten verfolgen und begreifen lassen.

Wie im ersten Teil beschrieben wurde (p. 165), zeichnen sich Algenschwärmer durch ihre Lichtempfindlichkeit (Phototaxis) aus. Zugleich wurde angeführt, daß durch äußere Ursachen, wie durch andauernde starke Belichtung oder durch andauernde hohe Temperatur, sich ihre Lichtempfindlichkeit umstimmen läßt (p. 166). Es müssen daher wohl materielle Veränderungen in den Algenschwärmen eingetreten sein, welche der Grund ihrer abweichenden Reaktion gegen den Lichtstrahl sind. Wenn sich nun solche Algenschwärmer in dem veränderten Zustand teilen würden, so würde gewiß sich niemand wundern, wenn auch ihre Nachkommen eine andere Lichtstimmung zeigen würden. Um auf die Dauer als neu erworbene Eigenschaft vererbt zu werden, müßte in unserem Beispiel die auf experimentellem Wege veränderte Lichtstimmung keine vorübergehende bleiben, sondern, um mit Semon zu reden, als Engramm im Idioplasma auch für die Folgezeit fixiert worden sein. Für gewöhnlich scheint dies allerdings hier nicht der Fall zu sein, so daß unser Beispiel nur den ersten Schritt in der Erwerbung einer erblichen Eigenschaft, gleichsam den Weg, der zu ihr führt, anzeigen würde. Dagegen können wir den Beweis für einen wirklich fixierten und erblich gewordenen Neuerwerb in zahlreichen anderen Beispielen geführt sehen, so in den durch experimentelle Eingriffe erzeugten, konstant gewordenen Bakterien-Varietäten. Wie durch Pasteur und andere experimentell festgestellt ist, können virulente Bakterienarten, wie der Milzbrandbacillus, die Mikroorganismen der Hühnercholera etc., ihre giftigen Eigenschaften verlieren, wenn sie unter außergewöhnlichen Bedingungen in besonderen Nährlösungen oder bei hoher Temperatur, gezüchtet werden. Die so durch äußere Eingriffe neuerworbenen Eigenschaften haften in manchen Fällen den Bakterien

Digitized by Google

so fest an, daß sie dieselben nicht nur für ihre eigene Lebensdauer bewahren, sondern auch auf ihre Nachkommen übertragen. Es müssen also auch hier wieder materielle Veränderungen in ihnen eingetreten sein, die erblich sind, so daß man von einer neuen, künstlich erzeugten „physiologischen Varietät" des Milzbrandbacillus etc. sprechen kann. Die Varietät behält auch ihre Eigenschaft in vielen Generationen bei, wenn die abnormen Zuchtbedingungen schon längst aufgehört haben, z. B. wenn sie sich in einem für Milzbrand sonst empfänglichen Versuchstier entwickelt. Sie kann dann sogar dieses gegen die virulente Varietät immun machen.

In seinem Handbuch der Pflanzenphysiologie hat Pfeffer eine größere Zahl entsprechender Fälle zusammengestellt, von denen ich noch einige kurz referiere: Aus farbstoffbildenden Bakterien lassen sich unter besonderen Kulturbedingungen farblose Rassen züchten, in denen der neuerworbene Charakter, auch wenn sie sich wieder unter normalen Verhältnissen befinden, für längere Zeit erblich fixiert ist. Eine neue Rasse erhielt z. B. Schottelius durch Kultur des Micrococcus prodigiosus bei 41° C. Gleichzeitig war bei ihr auch die Produktion von Trimethylamin unterdrückt. Ebenso züchteten Charrin und Phisalix den Bacillus pyocyaneus und Laurent den roten Kieler Bacillus in farblose Rassen um (Pfeffer I 1897, p. 498).

Die Eigenschaft, Sporen zu bilden, welche viele einzellige Organismen zeigen, kann ebenfalls unterdrückt, und durch erbliche Fixierung können sporenlose (asporogene) Rassen gezüchtet werden. Roux gewann eine solche durch Zusatz von etwas Karbolsäure zu einer Kultur von Bacillus anthracis, Phisalix durch Erwärmung auf 42° C. „Die fixierte asporogene Rasse gewann die Fähigkeit zur Sporenbildung auch dann nicht zurück, als durch geeignete Bedingungen (Passage durch den Tierkörper) die Virulenz restauriert wurde, die in den genannten Experimenten zugleich mit der Fähigkeit zur Sporenbildung unterdrückt worden war."

Durch Verwendung höherer Temperaturen, bei welchen Wachstum noch stattfindet, aber die Sporenbildung sofort unterbleibt, verwandelte Hansen verschiedene Arten von Saccharomyces ebenfalls in asporogene Formen. Eine solche war derartig erblich fixiert, daß sie die neuerworbene Eigenschaft bei fortgesetzter Kultur unter gewöhnlichen Bedingungen während 8 Jahren konstant beibehielt (Pfeffer I 1904, p. 242).

Zu sehr interessanten Ergebnissen über die Veränderung einzelliger Lebewesen durch chemische Eingriffe und über die Vererbbarkeit derartiger neu erworbener Eigenschaften durch zahlreiche Generationen sind Ehrlich und seine Mitarbeiter bei ihren chemotherapeutischen Untersuchungen an Trypanosomen gelangt. Im Laufe vieler Jahre hat Ehrlich (IV 1909) drei Gruppen von Substanzen ausfindig gemacht, welche in kleinen Dosen ohne Schädigung von Menschen oder Säugetieren vertragen werden, wenn sie subkutan oder direkt in das Blut eingespritzt worden sind, während sie die im Blut oder Gewebssaft lebenden Erreger mancher Infektionskrankheiten, wie Syphilis, Hühnerspirillose, Frambösie, Schlafkrankheit, also Spirochäten, Spirillen und Trypanosomen rasch abtöten. Zu einer Gruppe gehören basische Seidenfarbstoffe, wie Fuchsin, zu einer zweiten Gruppe die Baumwollfarbstoffe Trypanrot und Trypanblau und zu einer dritten Gruppe komplizierter gebaute Arsenverbindungen, wie Atoxyl, Salvarsan und ihre Derivate. Wenn bei einer Trypanosomeninfektion eines dieser Mittel in einer Dose angewendet

wird, welche zwar den größeren Teil der Parasiten abtötet, aber einen kleinen Rest überleben läßt, so tritt nach einiger Zeit ein Rezidiv der Krankheit ein und ein erneutes Ueberhandnehmen der Trypanosomen im Blut. Wenn sich dieser Vorgang bei gleichbleibender Gebrauchsweise des Heilmittels noch öfters wiederholt hat, so läßt sich in der Regel feststellen, daß bald die Trypanosomen überhaupt nicht mehr zum Verschwinden im Blut gebracht werden, und daß der bei Beginn der Kur erfolgreiche Eingriff jetzt überhaupt keine Wirkung mehr ausübt. Durch Variierung der Experimente hat EHRLICH zum Verständnis dieser Erscheinung die ohne Zweifel richtige Erklärung gegeben, daß durch die wiederholte Einwirkung des gleichen Mittels die Trypanosomen ihre Natur verändert haben, oder, wie man gewöhnlich sagt, immun oder fest gegen dasselbe geworden sind. Die neu erworbene Eigenschaft blieb aber auf die Dauer erhalten, wenn das Mittel überhaupt nicht mehr angewandt wurde und auch dann, wenn die Trypanosomen auf ganz gesunde, noch niemals vorbehandelte Tiere überimpft wurden. Es ließ sich auf diesem Wege eine Uebertragung oder Vererbung der neuen Eigenschaft von Generation zu Generation während vieler Jahre experimentell feststellen.

Durch zweckentsprechende Fuchsinbehandlung von Mäusen, die mit Trypanosomen infiziert worden waren, hat EHRLICH einen fuchsinfesten Trypanosomenstamm erhalten, dessen Festigkeit bei fortgesetzten Ueberimpfungen auf gesunde Mäuse oder, kürzer ausgedrückt, bei fortgesetzten Passagen, deren Zahl sich auf 100 belief, unverändert bestehen blieb. Nach demselben Prinzip wurde ein arsenfester Stamm gezüchtet. Seine von Generation zu Generation übertragene neu erworbene Eigenschaft ist so gefestigt, daß die Trypanosomen, trotzdem sie während eines Zeitraumes von $2^1/_2$ Jahren 380 Passagen durch Mäuse hindurchgemacht und sich dementsprechend in ganz ungeheurer Zahl vermehrt haben, gegen die betreffenden Arsenpräparate noch dieselbe Resistenz wie beim Ausgangsstamm besitzen.

Wie EHRLICH weiter hervorhebt, zeigt die erworbene und vererbbare Immunität gegen bestimmte Stoffe eine strenge Spezifität, aber der Art, daß „sie sich nicht auf eine bestimmte Einzelverbindung, sondern auf eine ganze chemische Gruppierung bezieht". „So ist z. B. der gegen Fuchsin gefestigte Stamm nicht nur hiergegen fest, sondern auch gegen eine große Reihe verwandter Triphenylmethanfarbstoffe, z. B. Malachitgrün, Aethylgrün, Hexaäthylviolett." Ebenso ist ein gegen Atoxyl fest gewordener Stamm auch gegen zahlreiche andere verwandte Arsenverbindungen gefestigt, dagegen nicht gegen Arzneistoffe, welche anderen Gruppen angehören und noch nicht zur Behandlung der betreffenden Trypanosomen benutzt worden waren. Geschieht dies aber in geeigneter Weise bei einem schon arsenfest gewordenen Stamm, so läßt er sich in einiger Zeit auch gegen ein zweites und selbst drittes Mittel immun machen. Man kann so „durch sukzessive Behandlung eines und desselben Trypanosomenstammes mit drei spezifisch verschiedenen Stoffen „einen dreifach festen Stamm erzielen, z. B. einen Stamm, der sowohl gegen Fuchsin als auch gegen Trypanrot und gegen Arsenikalien immun geworden ist".

Zur Erklärung dieser in therapeutischer Hinsicht sehr wichtigen Verhältnisse hat EHRLICH die Hypothese der Chemorezeptoren aufgestellt. Er nimmt an, daß im Protoplasma der Zelle „für bestimmte Arzneimittel chemische Gruppierungen des Protoplasma existieren müssen, die der Aufnahme der betreffenden Substanzen dienen", also des Fuchsins,

Digitized by Google

des Trypanrots, des Atoxyls im Fall der Trypanosomen. Er nennt diese Gruppierungen die Chemorezeptoren und stellt sich ihre Veränderungen bei der Immunisierung in der Weise vor, daß die Verwandtschaft des betreffenden Chemorezeptors oder seine Avidität zum Fuchsin, Trypanrot oder Arsen bei der Chemotherapie erhebliche Verminderung erfährt. So würde denn auf Grund dieser Hypothese die Hauptaufgabe der therapeutischen Biologie darin bestehen, die Zahl der primär differenten Chemorezeptoren bei Bekämpfung einer bestimmten Parasitenart kennen zu lernen und so die verschiedenartigen Angriffsstellen der Parasiten genau zu fixieren.

In ähnlicher Weise wie bei Trypanosomen hat Effront eine Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften bei Kulturversuchen mit Hefezellen beobachtet, wie ich einer Mitteilung von Ehrlich entnehme. Die Hefe war an Fluorwasserstoff gewöhnt worden, wodurch sie auch biologisch sehr bedeutsame Abweichungen gegenüber normalen Hefen gewonnen hatte. Nach den länger ausgedehnten Zuchtresultaten von Effront hat die Hefe ihre durch Anpassung erworbene spezifische Giftfestigkeit durch eine lange Reihe von Generationen, genau wie bei einem arsenfesten Trypanosomenstamm, beibehalten.

Viel größere Schwierigkeiten bietet unserem Verständnis

die Vererbung erworbener Eigenschaften bei den vielzelligen Organismen.

Sie bildet daher auch den eigentlichen Gegenstand des seit einigen Jahrzehnten so lebhaft geführten Streites, dessen Schlichtung eine der wichtigsten Aufgaben für die experimentelle Biologie im Augenblick darstellt. Während bei den Einzelligen die Vererbung einer neuerworbenen Eigenschaft durch direkte Uebertragung von einer auf die andere Zelle auf dem Wege der Teilung in der Reihe der aufeinanderfolgenden Generationen geschieht, ist sie im vielzelligen Organismus auf die Keimzellen beschränkt, die sich von ihm abtrennen und meist nach vorausgegangener Vereinigung mit einer zweiten Zelle im Befruchtungsprozeß oder auch getrennt für sich in der Parthenogenese zum Ausgangspunkt für einen kindlichen Organismus der gleichen Art werden.

Wenn man zur Klärung des Problems auf experimentellem Wege methodisch vorgehen will, so wird man auch hier mit dem einfachsten Fall zu beginnen und zunächst zu untersuchen haben, ob man in derselben Weise, wie es bei den Einzelligen möglich und durch Beispiele nachgewiesen worden ist, auch die Keimzellen der höheren Organismen nach ihrer Abtrennung aus den Geschlechtsorganen durch äußere Eingriffe in ihrer Konstitution dauernd verändern kann und wie hierdurch wieder die sich aus ihnen entwickelnden vielzelligen Organismen beeinflußt werden. Oscar und Günther Hertwig haben zum erstenmal eine derartige Experimentaluntersuchung gemeinsam an den Ei- und Samenzellen des Frosches durch Bestrahlung mit Radium und Mesothorium ausgeführt. Ihre Ergebnisse wurden zum Teil schon im XIII. Kapitel zusammengefaßt, so daß hier nur ihr Zusammenhang mit der Vererbungslehre und ihre Bedeutung für dieselbe kurz zu besprechen bleibt. Die Veränderungen, die durch die Bestrahlung in den Eiern und Samenfäden bewirkt werden und je nach der Stärke des angewandten Präparates und der Dauer seiner Einwirkung verschieden ausfallen, machen sich auch in dem ganzen Entwicklungsprozeß des befruchteten Eies geltend, und zwar ebenfalls in einem proportionalen Verhältnis zu

Digitized by Google

den schwächeren oder stärkeren, in den Geschlechtszellen hervorgerufenen Veränderungen. Alle aus einem derartigen Entwicklungsprozeß abstammenden Embryonalzellen werden, wie sie sich seinerzeit (XIII 1911) ausgedrückt haben, mehr oder minder radiumkrank. Bei stärkeren Graden der Radiumkrankheit verlieren die Embryonalzellen früher oder später die Fähigkeit, sich zu vermehren. Der Entwicklungsprozeß kommt auf dem Stadium der Keimblase oder während der Gastrulation oder später zum Stillstand. Wenn bei geringerer Schädigung die Zellen lebensfähig und teilbar bleiben, so äußert sich die Radiumkrankheit in den verschiedenartigsten Entwicklungsstörungen, die aber gleichwohl trotz ihrer Mannigfaltigkeit eine große Gesetzmäßigkeit und eine Abhängigkeit von der Stärke der angewandten Eingriffe erkennen lassen. Eine der nie ausbleibenden Erscheinungen ist die oft sehr erhebliche Größenabnahme der Radiumembryonen und Larven im Vergleich zu den gleichaltrigen normalen Kontrolltieren (Fig. 342 u. 343). Als Abnormitäten erwähne ich ferner die Ausbildung von Spina bifida während der Gastrulation, oder die häufiger beobachtete Anencephalie und Verkümmerung des Nervenrohrs oder die fast nie ausbleibende Entwicklung von Bauchwassersucht. Endlich ist nicht zu verkennen, daß die verschiedenen Organe und Gewebe sich durch die ungleiche Weise, wie sie auf die Radiumkrankheit reagieren, sehr erheblich voneinander unterscheiden. Soweit sich aus dem äußeren Verhalten schließen läßt, verläuft ohne Störung die Entwicklung des Chorda- und Gallertgewebes, der Epidermis (abgesehen von lokalen Exkreszenzen (Fig. 344), ferner die Entwicklung der epidermoidalen Haftnäpfe, der Exkretionsorgane und der knorpligen Skeletteile auf späteren Stadien. Dagegen zeigen das Zentralnervensystem und die Retina, nächstdem wohl die quergestreifte Muskulatur, eine ausgesprochene Neigung zu pathologischen Veränderungen, z. B. zum Zerfall von Zellen nach vorausgegangener Pyknose der Kerne. Man könnte dieses Verhältnis, welches uns bei den zahlreichen Experimenten stets aufgefallen ist und im höchsten Grade beachtenswert zu sein scheint, wohl auch in der Weise ausdrücken, daß man sagt: die von einer radiumgeschädigten Keimzelle abstammenden Embryonalzellen reagieren auf die von ihnen geerbte Radiumkrankheit, je nach den Anforderungen, die im Verlauf des Entwicklungsprozesses an sie gestellt werden, in einer spezifischen Weise; ihre von der Radiumbestrahlung des Keimes abgeleitete konstitutionelle Veränderung macht sie zu gewissen Leistungen, wie zur Differenzierung von Nerven- und Muskelfibrillen und anderen hiermit in Beziehung stehenden Prozessen ungeeigneter als zu anderen, wie zur Bildung von Saugnapf-, Chorda- und Gallertgewebe etc. Bei der Entwicklung der Radiumembryonen versagt daher die Anlage zur Bildung des Zentralnervensystems in erster Linie.

Das an sich schon auffällige Verhalten gewinnt eine noch größere Bedeutung durch das Ergebnis, welches man durch vorübergehende Bestrahlung der Embryonen während der Bildung von Medullarplatte oder Medullarrinne erhält. Denn jetzt tritt die elektive Wirkung der Bestrahlung bei der Schädigung der einzelnen Organe und Gewebe in einer noch viel auffälligeren Weise als bei der Bestrahlung der Keimzellen hervor. Es werden Larven ohne Hirn und Rückenmark oder mit undifferenziertem und pathologisch verändertem Nervenrohr sowie mit mangelhafter Ausbildung der Muskulatur erzielt, während die Entwick- der übrigen Organsysteme ihren Fortgang genommen hat.

Digitized by Google

Unsere hier angestellten Erörterungen über Vererbung erworbener Eigenschaften werden, woran wir nicht zweifeln, von mancher Seite auf Widerspruch stoßen. Wir erblicken hierin eine Nachwirkung der von WEISMANN ausgebildeten einseitigen Auffassung des Vererbungsproblems und der Verquickung mit seiner schon besprochenen Hypothese der Keimplasmaarchitektur. In so hohem Grade als sich WEISMANN einerseits durch eine berechtigte Kritik der in der Literatur ohne Wahl zusammengetragenen Angaben über Vererbung erworbener Charaktere verdient gemacht hat, ist von ihm auf der anderen Seite das ganze Vererbungsproblem gleichzeitig in falsche Bahnen gedrängt worden. WEISMANN läßt die Vererbung darauf beruhen, „daß von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und daß dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlagen der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden". Schon dieser Satz muß den Widerspruch herausfordern. Denn die Annahme der „Unveränderlichkeit des Keimplasma" ist nicht nur eine ganz unbewiesene Hypothese, sondern zugleich eine Hypothese, durch welche eine Fortentwicklung der Lebewesen im Prinzip negiert wird. Wenn aber hieraus dann weiter „die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere" gefolgert wird, so beruht dieser Schluß auf einer nicht bewiesenen und außerdem sehr unwahrscheinlichen Prämisse, kann also auf Geltung in der Wissenschaft nicht Anspruch erheben. Seinen ablehnenden Standpunkt hat WNEISMAN endlich auch noch durch die Bemerkung zu stützen gesucht, daß die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften „zu schier unüberwindlichen theoretischen Hindernissen" führe. „Wollte man heute", heißt es in seinen Vorträgen zur Deszendenztheorie, „eine theoretische Ermöglichung der Vererbung erworbener Charaktere ersinnen, so müßte man annehmen, daß die Zustände sämtlicher Teile des Körpers in jedem Augenblick oder doch jeder Lebensperiode sich in den entsprechenden Anlagen des Keimplasmas, also in den Keimzellen, abspiegelten".

Auf dieses Argument, auf welches WEISMANN bei verschiedener Gelegenheit zurückkommt, kann nur erwidert werden, daß die Entwicklung der Organismen aus natürlichen Ursachen nach allen Richtungen eine Summe von Problemen bietet, mit deren Enträtselung sich die Wissenschaft wohl noch lange Zeiten beschäftigen wird. Der Forscher aber wird sich, um Erfolge durch Beobachtung und Experiment zu erzielen, sich möglichst frei von unbegründeten Dogmen halten und zur Förderung des uns beschäftigenden Problems solche Fragen stellen müssen, welche sich bei dem gegenwärtigen Zustand der Wissenschaft beantworten und fördern lassen.

Eine Vererbung erworbener Eigenschaften setzt keineswegs eine Abspiegelung der Organe des Körpers zu jeder Zeit in den Keimzellen voraus. Diese Vorstellungsart ist in die Vererbungslehre erst durch die Keimplasmaarchitektur von WEISMANN und durch die von ihm zugleich gelehrte scharfe Trennung von Keimzellen und Soma eingeführt worden. Die Vererbung erworbener Eigenschaften beruht vielmehr auf einer Einwirkung der Umwelt auf die Keimzelle, ohne daß sie ein Spiegelbild der Teile des Organismus zu sein braucht. Und zwar kann die Einwirkung eine doppelte sein, entweder 1) von äußeren Reizen, welche, den Körper durchdringend, wie diesen, auch die Keimzellen direkt treffen, oder 2) eine Einwirkung, welche von den Körperzellen ausgeht und in dem XXIII. u. XXIV. Kapitel besprochen wurde.

Digitized by Google

1. Ein äußerer Reiz, der Körper und Keimzellen gleichzeitig trifft. (Die Lehre von der Parallelinduktion.)

Dieselben Veränderungen, welche durch Radiumbestrahlung in den Keimzellen nach ihrer Ablage bewirkt und während der Entwicklung auf alle von ihnen abstammenden Zellgenerationen übertragen werden, lassen sich, worüber ein Zweifel wohl kaum bestehen wird, ebenso durch β- und γ-Strahlen erzielen, welche, die Bauchwand durchdringend, Eier und Samenfäden treffen zu einer Zeit, wo sie noch Bestandteile der Keimdrüsen sind. In diesem Falle wird sich die Wirkung wohl besser als durch Benutzung von Radiumkapseln durch Röntgenapparate erreichen lassen. In entsprechender Weise lassen sich Pflanzen und kaltblütige Tiere durch ungewöhnliche Kälte- und Wärmereize gleichzeitig in der Beschaffenheit des Idioplasma ihrer Keimzellen wie ihrer Körperzellen beeinflussen. Es können dann Erscheinungen beobachtet werden, welche sich mit Detto und Lang unter dem Namen der „Parallelinduktion“ zusammenfassen lassen.

Bekannt sind die Experimente, welche Schübeler über die Veränderung der Reifezeit verschiedener Getreidearten (Weizen, Gerste, Hühnermais) und über ihre erbliche Fixierbarkeit angestellt hat. Sie sind auch von Semon in seiner Schrift über die „Mneme“ als Beispiele von Vererbung erworbener Charaktere ausführlicher besprochen worden und sollen mir zu dem gleichen Zwecke dienen, wobei ich mich in der Darstellung an Semon halte. Die Schübelerschen Experimente sind zwar neuerdings von Wille (1905) beanstandet worden, doch erklärt wieder Semon (1908) auf der anderen Seite die Einwände von Wille in der Hauptsache als nicht zutreffend.

Schübeler hat Samen von Triticum vulgare, der in Deutschland von der Aussaat bis zur Reife 100 Tage braucht, frisch aus Eldena bezogen und ihn dann in Christiania, wo die Licht- und Temperaturwirkung (die Insolation) eine stark veränderte ist, ausgesät und ebenso die aus diesen Pflanzen erhaltenen Samen wieder im folgenden Jahre etc. Im ersten Jahre (1857) gebrauchte der Sommerweizen bis zur Reife noch 103 Tage, im Jahre 1858 93 Tage, im Jahre 1859 nur noch 75 Tage, also 4 Wochen weniger als bei der ersten Kultur. Es hat sich also bei diesem Experiment infolge der veränderten Insolation „die Zeit zwischen Aussaat und Reife von Generation zu Generation mehr und mehr verkürzt, bis endlich ein Stadium erreicht ist, auf dem sie wieder annähernd konstant wird“. Aehnliche Ergebnisse erzielte Schübeler mit dem Hühnermais und der Gerste.

Durch weitere Experimente ließ sich dann auch noch weiter feststellen, daß die durch mehrjährige Kultur in Christiania bewirkte Verkürzung der Reifeperiode auch erblich im Samenkorn fixiert ist. „Schübeler ließ 100-tägigen Sommerweizen, der in zwei Generationen in Christiania gezogen worden war, in der dritten Generation sowohl in Christiania, als auch in Deutschland (Breslau) kultivieren. In ersterem Ort brauchte der Samen 75, in letzterem 80 Tage zur Reife, also etwa 3 Wochen weniger als unter gleichen Bedingungen die Urgroßelterngeneration desselben Samens, die nicht durch den komplexen Insolationsreiz der höheren Breite (engraphisch) beeinflußt war. Dazu brauchte diese Urenkelgeneration in Breslau 5 Tage mehr zur Reife als in Christiania, was leicht verständlich ist, da ja während der in Frage stehenden Vegetationsperiode in Breslau die Einwirkung der nordischen

Digitized by Google

Besonnung fortgefallen war. Immerhin zeigte sich die Vegetationszeit der Deszendenz, verglichen mit der Ururelterngeneration bei Kultur unter gleichen Bedingungen, um mehr als 3 Wochen verkürzt: ein unzweideutiger Fall von Vererbung." Bei sorgfältigem Durchgehen der botanischen Literatur werden sich entsprechende Beispiele auch für die Vererbung andersartiger, erworbener Eigenschaften gewiß noch in größerer Anzahl zusammenstellen lassen.

Ein sehr interessantes Material für die experimentelle Bearbeitung der Vererbungsfrage und besonders für die Lehre von der Parallelinduktion bieten uns die Insekten dar. Wie schon im Kapitel XX (p. 584) eingehend beschrieben wurde, lassen sich durch Behandlung der Puppen gewisser Schmetterlinge mit niederen oder hohen Temperaturen sehr auffällige Aberrationen gewinnen, die auch unter normalen Verhältnissen in anderen Klimaten als natürliche Varietäten beobachtet werden. Die Veränderungen bei den Temperaturexperimenten äußern sich nicht allein in der Färbung und Zeichnung, sondern betreffen auch morphologische Merkmale, wie die Form und Größe der Flügel und die Gestalt der Schuppen. Die verdienten, durch ihre ausgedehnten Experimente wohlbekannten Lepidopterologen Standfuss und Fischer haben sich nun die Aufgabe gestellt, auf experimentellem Wege die Frage zu lösen, ob die durch Temperaturwirkung erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft vererbt werden können. Beide sind zu dem positiven Ergebnis gekommen, daß dies der Fall ist.

Standfuss hat im Jahre 1907 10 Pärchen von stark aberrativen Exemplaren des kleinen Fuchses, welche durch Einwirkung abnormer Temperatur auf die Puppen gewonnen worden waren, in den Gewächshäusern der Züricher Samenkontrollstation zur Nachzucht benutzt. Davon lieferten 7 Paare Nachkommen, die durchweg wieder zur Normalform zurückgekehrt waren. Ein 8. Paar indessen, von welchem das Weibchen unter den Versuchstieren am meisten anomal gebildet war, lieferte unter 43 Nachkommen 4 Individuen, welche von der Normalform im Sinne des elterlichen Typus abwichen, und zwar eines vollkommen, die drei anderen weniger weit. Standfuss hält dieses Ergebnis, trotzdem es sich bei ihm um wenige Individuen handelt, für die Vererbung erworbener Charaktere für beweisend, indem er bemerkt: „Indes dürften schon die gewonnenen Tatsachen für die Schätzung des Einflusses, welchen die Faktoren der Außenwelt auf die Umgestaltung der lebenden Organismen ausüben, von großer Bedeutung sein, wenn man erwägt, daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anomaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten."

Noch mehr aber als diese Erwägung spricht eine Untersuchungsreihe von F. Fischer, welcher unabhängig von Standfuss und an einem anderen Objekt zu demselben Ergebnis gelangt ist, dafür, daß wir es in solchen Fällen mit einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu tun haben. Fischer benutzte zu seinen Experimenten den deutschen Bär, Arctia caja. Aus seinen Puppen wurden durch eine Kältewirkung von -8^{0} C stark aberrativ veränderte Schmetterlinge gezogen. Von diesen wurde das sehr stark abgeänderte und in Fig. 474 A abgebildete Männchen mit einem weniger abweichenden Weibchen zur Paarung gebracht. Aus den Eiern des Paares wurden unter normalen Verhältnissen Raupen und Puppen gezüchtet, deren Zahl sich auf 173 belief. Unter den ausschlüpfenden Faltern befanden sich 17 aberrative Exemplare,

Digitized by Google

die in der Tat ganz im Sinne der Eltern verändert waren und von denen zwei sogar dem elterlichen Männchen sehr nahe kamen, wie Fig. 474 B lehrt.

Mit Recht erblickt Fischer durch sein Experiment den Beweis erbracht, daß die Species durch die Faktoren der Außenwelt Veränderungen erfährt, und daß diese Veränderungen sich auf die Nachkommen übertragen. Er bemerkt hierzu: „Wir können uns zwar keine nähere Vorstellung von einem solchen Prozeß bilden; wir begreifen nicht, wie die an dem großen Falterflügel zutage tretenden Neubildungen, die sich ohne weiteres ad oculos demonstrieren lassen, durch das kleine befruchtete Ei auf die Kinder übertragen wurden. Daß aber dieser unbegreifliche Vorgang trotz alledem doch stattfindet, das hat das Experiment direkt bewiesen! Und damit ist unzweifelhaft eine sehr wichtige Aufklärung gegeben über die Umwandlung der Arten infolge Einwirkung äußerer Faktoren." Aehnlich fielen Vererbungsversuche aus, welche Schröder, wie ich einem Referat von Lang entnehme, mit experimentell melanistisch gemachten Exemplaren von Abraxas grossulariata anstellte. Von den unter normalen Temperaturverhältnissen aufgezogenen Nachkommen zeigten manche eine melanistische Verfärbung, die aber nicht so weit ging, wie bei den aberrativen Eltern.

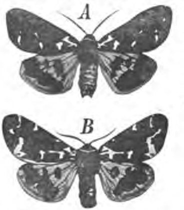


Fig. 474. A **Kälteaberration von dem „deutschen Bär" Arctia caja.** B Der am stärksten aberrierende unter den Nachkommen desselben. Nach E. Fischer aus Weismann.

Eine wertvolle Bereicherung der Vererbungslehre bilden die ausgezeichneten, auf 10 Jahre sich erstreckenden Untersuchungen von Tower am Koloradokäfer, Leptinotarsa. Ueber dieselben wurde schon berichtet, soweit sie sich auf die Beeinflussung der Färbung und der Zeichnung des Körpers durch extreme Temperaturreize beziehen. Es wurde aber durch dieselben in viel zahlreicheren Fällen als in den Schmetterlingsexperimenten bewiesen, daß durch denselben Faktor, welcher das Hautkleid verändert, auch die Keimzellen in ihrem Idioplasma verändert werden. Auch wenn die Eier nach ihrer Befruchtung und Ablage sich unter normalen Bedingungen entwickeln, stellen die aus ihnen hervorgehenden Käfer entweder die melanotische oder die albinotische Variation dar, je nach der Intensität des angewandten Temperaturreizes. Auch blieb die Nachkommenschaft dieser aberranten Formen während mehrerer Generationen unter normalen Existenzbedingungen abgeändert. Der Temperaturreiz, der auf die Keimzellen einmal eingewirkt hat, war also ohne Frage erblich fixiert worden.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Towerschen Experimente noch dadurch, daß durch sie der Nachweis geführt worden ist, daß **die Keimzellen nicht zu allen Zeiten ihrer Entwicklung gegen äußere Eingriffe gleich empfindlich sind.** Wenn extreme

Digitized by Google

Temperaturen zu einer Zeit auf die Keimzellen einwirkten, in der sie noch auf den frühesten Stadien stehen und durch Teilung sich lebhaft vermehren, so werden sie nicht beeinflußt und die später aus ihnen entstehenden Käfer zeigen keine Veränderungen, auch wenn die Elternform melanotisch oder albinotisch geworden ist. Trifft der Reiz dagegen die Keimzellen während ihrer Wachstums- und Reifeperiode, so werden sie beeinflußt und liefern Wärme- resp. Kälteaberrationen, die sich während mehrerer Generationen unverändert fortzüchten lassen. Tower unterscheidet daher eine sensible und eine nicht sensible Periode in der Entwicklung der Keimzellen. Erstere fällt nun beim Koloradokäfer in die Zeit des Ausschlüpfens, in welcher die Hautfärbung schon ausgebildet und daher nicht mehr beeinflußbar ist, so daß nur die Nachkommenschaft, nicht aber die Eltern in der Färbung ihres Körpers durch die extremen Temperaturen verändert worden sind. Umgekehrt werden die Eltern in der Färbung ihres Hautkleides beeinflußt, wenn sie während des Larven- und Puppenstadiums dem Temperaturversuch gedient hatten; dagegen befinden sich zu dieser Zeit die noch embryonalen Keimzellen in ihrer nicht sensiblen Periode und dienen daher zum Ausgangspunkt für eine unveränderte Nachkommenschaft, wenn der Versuch vor dem Ausschlüpfen der Tiere und dem Eintritt der sensiblen Periode der Keimzellen abgebrochen worden war. Nur wenn der Versuch auch noch über diese Periode ausgedehnt wurde, zeigten sich sowohl die Elterntiere als auch ihre Nachkommenschaft in gleichen Sinne verändert.

Anmerkung. Da wir es nicht als unsere Aufgabe betrachten, ein Lehrbuch der Vererbungslehre zu schreiben, sind wir in der allgemeinen Biologie nur auf einige Untersuchungen näher eingegangen, welche uns besonders geeignet erscheinen, an ihnen unsere Auffassung vom Problem der Vererbung darzustellen und durch Beispiele zu beweisen. Außer ihnen liegen in der Literatur noch manche weitere verdienstvolle Beiträge zur Vererbungslehre vor. Bei dem Umfang des Gebietes müssen wir uns beschränken, auf die wichtigsten derselben hinzuweisen, auf die Experimente von Hoffmann (XXVII 1888), von Klebs (XXVII 1904, 1906, 1907, 1909), von Blaringhem (XXVII 1907, 1908) auf botanischem Gebiet, ferner auf die an Tieren vorgenommenen Versuche von Pictet (XXVII 1905), Merrifield (XXVII 1890—1897), Sumner (XXVII 1910), Kammerer (XXVII 1906—1910), endlich auf die zusammenfassenden kritischen Schriften von Semon (XXVII 1907 und 1910).

Die Gegner der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften suchen die Beweiskraft der angeführten und ähnlicher Fälle in Zweifel zu ziehen und zu entkräften. So macht Weismann den Einwurf, daß bei den Schmetterlingsexperimenten die Temperatur nicht nur die Flügelanlagen der elterlichen Puppen, sondern auch das Keimplasma in den Geschlechtszellen getroffen und verändert habe. Auf diese Weise komme der Schein einer Vererbung erworbener Charaktere zustande; in Wahrheit sei es nicht die somatische Abänderung selbst, welche sich vererbt, sondern die ihr korrespondierende, von demselben äußeren Einfluß hervorgerufene Abänderung der entsprechenden Determinanten im Keimplasma der Keimzellen, der Determinanten der folgenden Generation.

In ähnlicher Weise erblickt Tower in seinen Experimenten einen direkten Beweis gegen die Vererbung somatischer Modifikationen. „The apparent inheritance of somatic modification", schließt er, „is due to

Digitized by Google

the direct result of stimuli applied to the germ cells and not to the inheritance of somatic modifications".

In diesen Aussprüchen von Weismann und Tower liegt die Quelle der Mißverständnisse klar zutage. Daher empfiehlt es sich zur Aufhellung der Sachlage, gerade im Hinblick auf die wörtlich zitierten Aussprüche, meinen Standpunkt in der Vererbungslehre noch einmal schärfer zu präzisieren. Ich beginne mit der Bemerkung, daß ich im allgemeinen in der Deutung des Vorganges vollkommen mit Weismann und Tower übereinstimme und ebenso wie auch Standfuss, Fischer u. a. der Meinung bin, daß die Temperatur bei den angeführten Experimenten auf den ganzen Organismus und nicht allein auf die abändernden Flügelanlagen eingewirkt hat. Daher haben auch die Geschlechtsorgane und mit ihnen die Keimzellen, welche ja einen sehr notwendigen Bestandteil des Organismus ausmachen, die Wirkung der Temperatur erfahren und sind in ihrem Idioplasma ebenso wie das Idioplasma im ganzen Körper verändert worden. Ebenso verhält es sich in den oben angeführten Fällen der Wirkung von β- und γ-Strahlen oder in den Schübelerschen Kulturversuchen, in denen die Weizen-, Gerste- oder Maispflanze als Ganzes, also auch das Idioplasma für die nächste Generation, affiziert worden ist.

Die Veränderungen, die durch das Experiment in dem Idioplasma der Matrixzellen des Integuments der Schmetterlingspuppen und der Larven von Leptinotarsa hervorgerufen sind, bleiben uns ebensogut verborgen wie die Veränderungen im Idioplasma der Keimzellen. Denn beide spielen sich im ultramikroskopischen Bereich der Zellstruktur ab. Zwischen beiden besteht allerdings der wichtige Unterschied, daß die Matrixzellen des Integuments sich unter Bedingungen befinden, durch welche sie in die Lage versetzt werden, die durch äußere Reize in ihnen hervorgerufenen Veränderungen ihres Idioplasma aus dem latenten Stadium der Anlage manifest werden zu lassen, indem sie das variierte Hautkleid mit seiner eigentümlichen Pigmentierung und Zeichnung erzeugen, sowie die Chitinausscheidung beginnt. Dagegen bleiben im Idioplasma der Keimzellen die durch den äußeren Reiz bewirkten Abänderungen oder Neuanlagen so lange latent, bis der Entwicklungsprozeß in der Aufeinanderfolge der Zellgenerationen wieder Matrixzellen des Integuments bildet, und so die Bedingungen geschaffen werden, unter denen die durch Temperaturreize im Keime bewirkte idioplasmatische Veränderung endlich ebenfalls in der Erzeugung des Hautkleides mit seinen für uns sichtbaren Eigenschaften der Pigmentierung und Musterzeichnung des Chitins wahrnehmbar wird.

Ich nenne einen derartigen Vorgang im Einklang mit der von mir gegebenen Definition über Vererbung eine „Vererbung erworbener Eigenschaften" und verwerte daher als einen Beweis hierfür die oben besprochenen Experimente. Weismann dagegen, dem auch Tower beipflichtet, bestreitet die Beweiskraft derartiger Versuche und erblickt in ihnen nur „einen Schein der Vererbung erworbener Charaktere". Er sieht sich hierzu gezwungen zur Rettung seiner Keimplasmatheorie und des von ihm konstruierten Gegensatzes zwischen Keim- und Somazellen und aller jener Konstruktionen, die ihn veranlaßt haben, eine Vererbung erworbener Eigenschaften a priori, d. h. aus vorher gefaßten dogmatischen Gründen für unmöglich zu halten.

Im Begriff der Erblichkeit erworbener Eigenschaften ist nichts enthalten, — ich wiederhole es noch einmal — welches nur irgendwie

Digitized by Google

nötigt, mit WEISMANN anzunehmen, daß er eine Abspiegelung der Organe des Körpers zu jeder Zeit in den Keimzellen voraussetze. Es ist daher auch vollkommen überflüssig, sich einen Mechanismus auszudenken, durch den sich Zustände anderer Körperteile und Veränderungen der Keimzellen derart mitteilen sollten, daß die Substanz des Keimes „korrespondierend verändert würde". Vererbung „erworbener Eigenschaften" beruht nach meiner Auffassung einzig und allein auf der Fähigkeit des Idioplasma, sich unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren zu verändern und, wenn es in dauerhafter Weise geschieht, neue Anlagen zu bilden, die bei einer folgenden Generation auch in sichtbar werdenden Eigenschaften zutage treten.

Auf diesem Wege, der nichts Wunderbareres enthält, als überhaupt die organische Entwicklung, kommen die Einwirkungen, welche die Elterngeneration und in ihr die Geschlechtszellen erfahren haben, als Nachwirkungen in der nächsten und eventuell in den übernächsten Generationen zum Vorschein.

2. Erwerbung neuer Eigenschaften des Idioplasma durch innere Reize.

Ebenso wie gegen äußere, verhält sich die Zelle auch gegen innere Faktoren. Eine jede steht unter den Wirkungen des Zustandes des Körpers und seiner einzelnen Organe und erfährt in der Substanz, welche hierfür besonders aufnahmefähig ist, in ihrem Idioplasma materielle Veränderungen, welche der Ursache als Wirkung entsprechen, wie in den Körperzellen, so auch in den Geschlechtsprodukten. In dem Organismus als einer physiologischen Lebenseinheit müssen sich die Wirkungen aller einzelnen Organe, aller Gewebe und Zellen schließich zu einer komplizierten Gesamtwirkung vereinigen, welche den Gesamtzustand des Organismus bedingt, der von jedem einzelnen Teil empfunden wird und, soweit es zu einer dauernden Veränderung im Idioplasma kommt, zu einer neuerworbenen Eigenschaft wird.

In besonderen Abschnitten (p. 507 u. 609) haben wir früher die Mittel und Wege besprochen, auf denen Einwirkungen aller Teile des Körpers aufeinander erfolgen können: die Säfte, in welche alle Zellen ihre Stoffe abgeben und aus welchen sie Stoffe aufnehmen, die Protoplasmabrücken, die Zelle mit Zelle verbinden, und die zahllosen Nervenbahnen. Wir haben in anderen Abschnitten gesehen, wie durch solche Mittel und Wege die Organe in allseitiger Fühlung (Korrelation) untereinander stehen und sich auch Einwirkungen der Außenwelt mitteilen.

Wie innere Reize auf die Zelle und ihr Idioplasma verändernd wirken, läßt sich wohl am besten noch an chemischen Reizstoffen erkennen, die in der Säftemasse des Körpers zirkulieren. In dieser Beziehung sei einerseits auf das XXIII. Kapitel, und zwar auf den Abschnitt über die chemischen Korrelationen und die Lehre von den Hormonen (p. 638—655) verwiesen, auf der anderen Seite wollen wir uns zur Veranschaulichung unseres Gedankenganges noch eines lehrreichen Beispiels bedienen. Wir wählen hierzu die interessanten Experimente von EHRLICH über die Wirkung von Ricin und Abrin bei Mäusen. Wenn diese Stoffe auch nicht im Innern des Organismus selbst erzeugt sind, so lassen sie sich doch, nachdem sie in die Säftemasse des Körpers aufgenommen sind, wohl zu den inneren Faktoren hinzurechnen oder als äußere Reize, die zu inneren geworden sind, wohl bezeichnen, jedenfalls aber als Beispiel zur Veranschaulichung verwerten.

Digitized by Google

Ricin und Abrin wirken schon in kleinsten Dosen bei Mäusen als starkes Gift. Mit der Nahrung aufgenommen, rufen sie im Darm eine starke Entzündung und dadurch den Tod hervor. Indessen können durch ihre allmähliche Steigerung die Mäuse gegen die Giftwirkung so unempfindlich werden, daß sie jetzt selbst größere Gaben, welche bei anderen Mäusen rasch den Tod herbeiführen, anstandslos vertragen. Sie sind rizin- oder abrinfest geworden; sie haben gegen die Giftwirkung des Rizins und Abrins einen gewissen Grad von Immunität erworben. Die Rizinfestigkeit — und das interessiert uns hier besonders — ist nicht nur eine neuerworbene Eigenschaft von den Wandungen des Darmkanals, mit welchem das Rizin direkt in Berührung gekommen ist, sondern vom ganzen Körper. Auf zwei verschiedenen Wegen läßt sich dies leicht feststellen.

Der eine Weg ist die subkutane Einverleibung des Mittels. Wahrend sonst schon $^1/_{200000}$-Lösung bei der Maus sicher tödlich wirkt, werden jetzt $^1/_{1000}$ bis $^1/_{500}$, in seltenen Fällen sogar $^1/_{250}$ vertragen. Der zweite Weg ist die Behandlung der Conjunctiva des Auges mit Rizinlösungen. Bei gewöhnlichen Tieren erzeugt schon eine 0,5—1,0-proz. Lösung eine intensive Entzündung der Conjunctiva, welche sich schließlich zu einer Panophthalmitis steigern und den Untergang des ganzen Auges zur Folge haben kann. Bei Mäusen dagegen, welche während längerer Zeit mit kleinen Dosen von Rizin gefüttert worden sind, reagiert die Augenschleimhaut selbst gegen eine mit 10-proz. Kochsalzlösung hergestellte Rizinpaste nicht mehr. Durch die Verfütterung kleiner Rizindosen ist, wie Ehrlich sich ausdrückt, „eine absolute Immunität lokaler Natur“ der sonst so sehr empfindlichen Conjunctiva des Auges hervorgerufen worden.

Ein Mittel also, welches zunächst nur auf die Darmwand einwirkte, hat, wie im ganzen Körper, so auch am Auge Veränderungen im Zustand der Gewebe und Zellen hervorgerufen. Ihre Rizinfestigkeit ist nach meiner Ansicht in der Weise zu erklären, daß von den Darmwandungen aus der giftige Eiweißkörper resorbiert wird und in kleinen Dosen durch die Körpersäfte überall hin verteilt wird. So erfahren schließlich alle Zellen des Körpers die Einwirkung des Rizins in refracto dosi, passen sich durch Gegenwirkung dem Gifte an und werden „rizinfest“. In derselben Weise wie in diesem Rizinexperiment, wirken schließlich alle Zellen des Organismus durch die Stoffe, welche sie an die im Körper zirkulierenden Säfte abgeben, verändernd aufeinander ein, bis ein Ausgleich durch gegenseitige Anpassung in ihrer Organisation zustande gekommen ist. Wenn dieser Ausgleich auch in den Keimzellen eingetreten ist, muß er selbstverständlicherweise von ihnen als Neuerwerbung auch auf die nächste Generation vererbt werden.

Das dem chemischen Gebiet entlehnte Beispiel bietet für unser Verständnis der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft wohl am wenigsten Schwierigkeiten. Auf der anderen Seite wollen wir aber auch nicht vergessen, daß wir in Wirklichkeit von allen den komplizierten Prozessen, von dem ganzen Kraftwechsel oder der Dynamik eines vielzelligen Organismus noch sehr wenig wissen, und daß hierdurch nicht zum wenigsten die ganze Vererbungsfrage eine so dunkle wird.

Auf unorganischem Gebiete sind wir in unserem Jahrhundert mit den wunderbarsten Kraftübertragungen und Energieumwandlungen bekannt geworden. Von einem Kontinent zum anderen können wir vermittelst eines dünnen Kupferdrahtes in Blitzeseile unsere Gedanken mitteilen. Mittels des Telephons kann das in Berlin gesprochene Wort

Digitized by

in München gehört werden. Sogar durch das bloße Medium der Luft ist bei geeigneter Vorrichtung eine Telegraphie ohne Draht auf weite Entfernungen möglich. Auf einer chemisch hergerichteten Glasplatte hinterlassen die kompliziertesten Gegenstände — sogar in ihren verschiedenen Farbennüancen — naturgetreu ihre Spuren als Bild. Von einer sinnreich präparierten Wachsplatte läßt sich das Lied einer Sängerin beliebig oft und noch nach Jahren durch den Phonographen reproduzieren. Wenn wir so sehen, wie durch relativ einfache Stoffe der unorganischen Natur, durch einen Kupferdraht, eine chemisch präparierte Glasplatte, eine Wachstafel, die kompliziertesten Zustände — ein Konzertstück, ein Lied einer Sängerin, eine Landschaft, eine menschliche Figur mit ihrem Gesichtsausdruck entweder bloß übermittelt (Telephon) oder dauernd festgehalten und in letzterem Fall durch geeignete Vorkehrungen beliebig oft reproduziert werden können (Phonograph, photographische Platte), so dürfen wir wohl ein ähnliches Reproduktionsvermögen, nur noch höher und feiner ausgebildet, auch bei der am höchsten organisierten Substanz der Natur, dem lebendigen Organismus der Zelle, voraussetzen.

Unsere Ansicht läßt sich demnach in die These zusammenfassen: Veränderungen, die im Gesamtzustand eines Organismus durch Abänderung dieser oder jener Funktion während des individuellen Lebens eintreten, rufen, wenn sie von Dauer sind, auch in den einzelnen Zellen des Organismus Veränderungen hervor, besonders in jener Substanz, welche wir als die Trägerin der Arteigenschaften bezeichnet haben. Zustände des zusammengesetzten Organismus werden so in Arteigenschaften der Zelle, in ein anderes materielles System, umgesetzt. Die Erbmasse des Organismus wird um ein neues Glied, eine neue Anlage bereichert, welche bei der Entwicklung der nächsten Generation sich wieder manifestiert, indem das neuentstehende Individuum jetzt schon „vom Keim aus" oder aus inneren Ursachen die von den Eltern im individuellen Leben, im Verkehr mit der Außenwelt, erworbenen Eigenschaften mehr oder minder reproduziert.

In ähnlicher Weise haben sich schon andere Forscher, die das Vererbungsproblem diskutiert haben, ausgesprochen, so besonders SPENCER, dessen Schlußfolgerungen ich mit seinen eigenen Worten wiedergebe:

„Es ist ja nicht a priori einleuchtend, daß auch Abänderungen der Struktur, welche durch Abänderungen der Funktionen erzeugt wurden, auf die Nachkommenschaft übertragen werden müssen. Es ergibt sich nicht von selbst, daß Veränderung in der Form eines Teils, verursacht durch veränderte Tätigkeit desselben, zugleich eine solche Veränderung in den physiologischen Einheiten des gesamten Organismus hervorrufen müsse, daß diese, wenn Gruppen derselben in Gestalt von Reproduktionsmitteln abgeworfen werden, sich zu einem Organismus entfalten, bei dem dieser betreffende Teil eine ähnlich abgeänderte Form zeigt."

„In der Tat sahen wir bei der Besprechung der Anpassung, daß ein durch Zunahme oder Abnahme der Funktion verändertes Organ nur langsam eine solche Rückwirkung auf das gesamte System ausüben kann, daß jene korrelativen Veränderungen sich einstellen, die nötig sind, um einen neuen Gleichgewichtszustand zu erzeugen; und doch können wir erst dann, wenn ein solcher neuer Gleichgewichtszustand hergestellt ist, erwarten, daß der-

Digitized by Google

selbe in den umgewandelten physiologischen Einheiten, aus welchen sich der Organismus aufbaut, vollständig seinen Ausdruck finde; — nur dann können wir eine vollständige Uebertragung dieser Abänderungen auf die Nachkommen mit Sicherheit voraussetzen."

„Nichtsdestoweniger ergibt es sich als Deduktion — oder wenigstens als allgemeine Folgerung — aus ersten Prinzipien, daß Veränderungen der Struktur, welche durch Veränderungen der Tätigkeit verursacht wurden, ebenfalls, wenn auch nur sehr verwischt, von einer Generation auf die andere übertragen werden müssen. — Denn wenn ein Organismus A durch irgendeine besondere Gewohnheit oder Lebensbedingung zur Form A' umgewandelt worden ist, so folgt daraus unvermeidlich, daß alle Funktionen von A' mit Einschluß der Zeugungsfunktion in gewissem Grade von den Funktionen von A verschieden sein müssen."

„Wenn ein Organismus nichts anderes ist als eine Kombination rhythmisch tätiger Teile in beweglichem Gleichgewicht, so ist es unmöglich, die Tätigkeit und den Bau irgendeines Teiles abzuändern, ohne Aenderungen der Tätigkeit und des Baues im ganzen Organismus hervorzurufen, genau so, wie kein Glied des Sonnensystems hinsichtlich seiner Bewegung oder seiner Masse verändert werden könnte, ohne daß damit eine durch das ganze Sonnensystem hindurch sich erstreckende, neue Anordnung verursacht würde. Und wenn der Organismus A bei seinem Uebergang zu A' in allen seinen Funktionen verändert worden sein muß, dann kann auch die Nachkommenschaft von A' nicht dieselbe sein, die sie sein würde, hätte ihr Erzeuger die Form A beibehalten. Es hieße das Fortbestehen der Kraft in Abrede stellen, wenn man behaupten wollte, daß A sich in A' verwandeln und doch noch eine Nachkommenschaft erzeugen könne, welche genau derjenigen gleich wäre, die er ohne diese Veränderung erhalten haben würde. Daß aber die Veränderung in der Nachkommenschaft unter sonst gleichen Umständen nach derselben Richtung hin stattfinden muß wie die Veränderung in dem Erzeuger, können wir im allgemeinen schon aus der Tatsache erschließen, daß die in das System des Erzeugers eingeführte Veränderung nach einem neuen Gleichgewichtszustande hinstrebt, daß sie also die Tätigkeit aller Organe mit Einschluß der Zeugungsorgane in Uebereinstimmung mit diesen neuen Tätigkeiten bringen muß."

„Oder um die Frage auf ihre letzte und einfachste Form zurückzuführen, können wir sagen, daß ebenso wie die physiologischen Einheiten ihrerseits infolge ihrer speziellen polaren Kräfte sich zu einem Organismus von speziellem Bau zusammenordnen, so auch andererseits die Umgestaltung, welche der Bau dieses Organismus durch veränderte Funktion erfahren hat, irgendeine entsprechende Umgestaltung im Bau und in den Polaritäten seiner Einheiten erzeugen wird. Die Einheiten und ihre Aggregate müssen aufeinander einwirken und zurückwirken. Die von jeder Einheit auf das Aggregat und von dem Aggegat auf jede Einheit ausgeübten Kräfte müssen stets einem Gleichgewichtszustande zustreben. Wenn keine Störung eintritt, so werden die Einheiten das Aggregat in einer Form herstellen, welche ein Gleichgewicht zwischen ihren vorher schon bestehenden Polaritäten ermöglicht. Wird umgekehrt das Aggregat durch einwirkende Kräfte veranlaßt, eine neue Form anzunehmen, so müssen seine Kräfte danach streben, die Einheiten im Einklange mit dieser neuen Form umzugestalten. Und wenn wir sagen, daß die physiologischen Einheiten in irgendwelchem Grade so umgestaltet sind, daß ihre polaren Kräfte mit den Kräften des umgewandelten Aggregats ins Gleichgewicht gebracht sind, so ist damit zugleich gesagt, daß diese Einheiten, wenn sie in Gestalt von Reproduktions-

Digitized by Google

zentren sich absondern, das Bestreben zeigen werden, sich zu einem Aggregat aufzubauen, welches in derselben Richtung umgeändert ist."

Mit den Eigenschaften, welche H. Spencer seinen hypothetisch angenommenen physiologischen Einheiten beilegt, ist nach der Theorie der Biogenesis die Substanz ausgestattet, welche Träger der Arteigenschaften ist und als Erbmasse oder Idioplasma in jeder Zelle des vielzelligen Organismus eingeschlossen ist. H. Spencers physiologischen Einheiten entsprechen somit unsere Artzellen, insoweit sie Träger des Idioplasma sind.

Nach der Theorie der Biogenesis haben wir der Zelle das Vermögen zugeschrieben, Zustände des übergeordneten Organismus, dessen anatomische Elementareinheit sie ist, durch materielle Veränderungen ihres Idioplasma festzuhalten, also in ihr materielles System gewissermaßen Eindrücke des aus anderen Bestandteilen, Zellen und Zellprodukten, aufgebauten materiellen Systems des Körpers aufzunehmen und dieses beim Entwicklungsprozeß dann wieder aus inneren Ursachen zu reproduzieren.

Ein derartiges Vermögen bietet in mancher Hinsicht eine Analogie zu dem Vermögen der Hirnsubstanz, Zustände der Außenwelt, die ihr durch die Sinnesorgane in Bildern, Klängen und anderen Empfindungen, zugetragen werden, in das ihr eigene materielle System aufzunehmen und durch Zeichen in ihm festzuhalten, durch welche sie unter der Schwelle des Bewußtseins kürzere oder längere Zeit in uns bestehen, bis sie gelegentlich entweder durch äußeren Anstoß oder aus inneren Ursachen wieder reproduziert werden, als Erinnerungsbilder auftauchen und komplizierten psychologischen Prozessen mit als Material dienen.

Damit betreten wir ein Gebiet, auf welchem wir uns an den äußersten Grenzen der Naturwissenschaft bewegen, zugleich aber auch ein Gebiet, auf dem wir den verwandten Anschauungen so ausgezeichneter Physiologen wie Fechner und Hering begegnen. Beide Forscher haben die Analogie, die sich zwischen dem Vermögen des Gedächtnisses und der Vererbung erkennen läßt, bereits in so trefflicher Weise auseinandergesetzt, daß ich im folgenden nichts Besseres tun kann, als mich mehr oder minder ihrer eigenen Worte zu bedienen.

Fechner läßt nach dem von ihm aufgestellten **Funktionsprinzip** die psychologischen Prozesse mit materiellen Veränderungen der Hirnsubstanz einhergehen. In den näheren Erläuterungen hierzu bemerkt er:

„Was bei der Ansicht, daß die Erinnerungsbilder so gut psychophysisch fundiert sind als die Anschauungsbilder, am schwierigsten erscheinen kann, ist die Möglichkeit, so zahllose Dinge im Gedächtnisse zu behalten und in der Erinnerung zu reproduzieren. Aber sie ist nicht wunderbarer als die doch tatsächlich bestehende, physisch begründete Möglichkeit, die Fertigkeit zu den verschiedensten Hantierungen in derselben Hand zu vereinigen und wechselnd in Ausübung zu bringen. Auch darf man nicht vergessen, daß das Erinnerungsvermögen, so unbeschränkt es in gewissem Sinne ist, so beschränkt von anderer Seite ist. Es unterliegt Gesetzen der Assoziation, welche die Verbindung und Folge der Erinnerungen regeln, und ebenso wie verwandte Fertigkeiten der Hand sich unterstützen und disparate stören können, ist es mit den Erinnerungen der Fall."

„Sich den psychologischen Mechanismus oder die organische Einrichtung auszumalen, mittels deren die Leistungen, welche das Erinne-

rungsvermögen fordert, wirklich vollziehbar sind, wäre natürlich sehr voreilig, solange wir noch kaum eine Ahnung über das Prinzip der Nervenwirkung überhaupt und mithin über die Weise, wie es dabei zu verrechnen wäre, haben. So viel läßt sich nur ganz im allgemeinen sagen, daß der Mechanismus ein, wenn nicht im Prinzip, aber in den aufgewandten Mitteln ungeheuer komplizierter und nicht fester, sondern veränderlicher, entwicklungsfähiger sein müsse. Diesen Bedingungen sehen wir entsprochen, und viel mehr ist für jetzt nicht zu verlangen. Doch läßt sich noch einiges erläuternd zufügen."

„Die Nachklänge unserer Anschauungen in den Nachbildern haben an sich einen gesetzmäßigen, periodischen Ablauf; die Erscheinungen des Sinnesgedächtnisses führen periodisch, wenn auch in unregelmäßigen Perioden, selbst nach längerer Zeit noch Gestalten und Bewegungen ganz unwillkürlich in die Erscheinung zurück und würden es unstreitig viel mehr tun, wenn nicht teils neue Eindrücke, teils die Zusammensetzung mit den alten den deutlichen Hervortritt einzelner periodischer Erscheinungen in diesem wogenden Meere bloß auf die Folgen sehr intensiver, oft wiederholter Eindrücke beschränkte. Es besteht aber doch hiernach faktisch in uns das Prinzip einer freiwilligen, periodischen inneren Wiederholung nicht nur einzelner Bewegungen, sondern selbst Bewegungsfolgen, welche durch sinnliche Einwirkungen in uns erregt wurden, gleichviel worauf es beruhe, will man anders nicht schon die sinnlichen Phänomene von der physischen Unterlage loslösen; und so ist kein Hindernis, zu glauben, daß dies Prinzip auch als eine der psychophysischen Grundlagen unseres Erinnerungsvermögens eine große Rolle spiele. Außerdem läßt sich voraussetzen, daß das Prinzip der ungestörten Existenz und Superposition kleiner Schwingungen und die damit zusammenhängenden Prinzipien der Interferenz und ungestörten Durchkreuzung von Wellen bei den sich kreuzenden, sich miteinander zusammensetzenden, sich zeitweise ins Unbewußtsein herabdrückenden und wieder daraus hervortretenden Erinnerungen nicht außer Spiel sein werden."

„Wenn wir sehen, wie alle physikalischen Hilfsmittel aufgeboten sind, das Auge und Ohr für die Aufnahme gesonderter Sinneseindrücke zu befähigen, so kann man es zwar bequemer finden, die Aufbewahrung und Wiederholung derselben als ein der Seele ohne alle äußeren Hilfsmittel zukommendes Vermögen anzusehen, aber es auch hiergegen nur konsequent finden, wenn man dieselbe an eine noch tiefer gehende Verwendung der physikalischen Prinzipien und Hilfsmittel geknüpft glaubt, womit man nicht sowohl das Geistige herabsetzt, als die Natur heraufhebt" etc.

„Wenn die Erinnerungsbilder, Phantasiebilder und die das Denken begleitenden Schemata alle noch psychophysisch fundiert sind, so ist es auch das Denken selbst, indem jeder andere Stoff und Gang des Denkens ein anderes Material und eine andere Verknüpfungsweise der Schemata voraussetzt, ohne die überhaupt kein Denken stattfinden kann, wie eine andere Melodie und Harmonie nicht ohne andere Töne und eine andere Verbindungsweise der Töne sein kann. Nun gewährt ein Klavier in seiner verhältnismäßig geringen Zahl festliegender Tasten doch die Möglichkeit, die allerverschiedensten Melodien und Harmonien auszuführen, und so vielerlei und so hohe Gedanken der Mensch fassen mag, 25 Buchstaben reichen hin, sie auszudrücken; es kommt beide Male nur auf die Verbindung und die Folge an, in der die Buchstaben oder Tasten durch-

laufen werden. Das Gehirn in seinen zahllosen, in verschiedener Weise tätigen Fibern aber enthält in dieser Hinsicht unvergleichlich reichere Mittel; also kann auch kein Hindernis sein, ihm mindestens ebenso große Leistungen innerlich zuzutrauen, als wir äußerlich mittels derselben ausführen."

Dieslbe Vorstellung, die hier FECHNER vom psychophysischen Substrat des Gedächtnisses, haben NÄGELI und ich von der Beschaffenheit des Idioplasma entwickelt; hier wie dort wird eine organische Einrichtung angenommen mit einem Mechanismus, der ungeheuer kompliziert und nicht fest, sondern veränderlich und entwicklungsfähig ist. Wie von FECHNER, so wird von NÄGELI und mir an die Art und Weise erinnert, wie durch die beschränkte Anzahl von Tasten eines Klaviers oder durch die 25 Buchstaben des Alphabets allein durch verschiedenartige Zusammenordnung und Aufeinanderfolge die verschiedenartigsten Harmonien und Gedankenfolgen zum Ausdruck gebracht werden können.

Noch mehr aber werden verwandte Gedankenreihen angeschlagen in dem Vortrag von HERING: „Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie". Wie FECHNER betrachtet HERING „die Phänomene des Bewußtseins als Funktionen der materiellen Veränderungen der organischen Substanz und umgekehrt". Wenn wir daher an uns beobachten, wie eine Vorstellung die andere auslöst, wie an die Empfindung die Vorstellung, an diese der Wille anknüpft, wie Gefühle und Gedanken sich ineinander weben, so wird der Physiologe entsprechende Reihen materieller Prozesse anzunehmen haben, welche einander auslösen, sich miteinander verknüpfen und in ihrer materiellen Weise das ganze Getriebe des bewußten Lebens nach dem Gesetze des funktionellen Zusammenhanges zwischen Materie und Bewußtsein begleiten. HERING bezeichnet daher „als ein Grundvermögen der organisierten Materie ihr Gedächtnis oder ihr Reproduktionsvermögen".

„Ganze Gruppen von Eindrücken, welche unser Gehirn durch die Sinnesorgane empfangen hat, können in ihm lange Zeit gleichsam ruhend und unter der Schwelle des Bewußtseins aufbewahrt werden, um bei Gelegenheit, nach Raum und Zeit richtig geordnet, mit solcher Lebendigkeit reproduziert zu werden, daß sie uns die Wirklichkeit dessen vortäuschen können, was schon längst nicht mehr gegenwärtig ist."

„Dies zeigt uns in schlagender Weise, daß, wenn auch die bewußte Empfindung und Wahrnehmung bereits längst erloschen ist, doch in unserem Nervensystem eine materielle Spur zurückbleibt, eine Veränderung des molekularen oder atomistischen Gefüges, durch welche die Nervensubstanz befähigt wird, jene psychischen Prozesse zu reproduzieren, mit denen zugleich der entsprechende physische Prozeß, d. h. die Empfindung und Wahrnehmung, gesetzt ist." „Es dauert fort eine besondere Stimmung der Nervensubstanz, vermöge deren sie den Klang, den sie gestern gab, auch heute wieder ertönen läßt, wenn sie nur richtig angeschlagen wird." „So reihen sich fortwährend zahllose Reproduktionen organischer Prozesse unserer Hirnsubstanz gesetzmäßig aneinander, indem der eine als Reiz den anderen auslöst." — Die Nervensubstanz bewahrt treu die Erinnerung der oft geübten Verrichtungen; alle zur Herstellung der richtigen Wahrnehmung nötigen Prozesse, die einst langsam und schwierig unter fortwährender Teilnahme des Bewußtseins erfolgten, reproduziert sie jetzt, aber flüchtig, in abgekürzter Weise und ohne solche Dauer und Intensität, daß jedes einzelne Glied über die Schwelle des Bewußtseins gerückt würde."

Digitized by Google

Ein ähnliches Vermögen des Gedächtnisses und der Reproduktion wie der Nervensubstanz ist HERING geneigt, auch der organischen Substanz zuzuerkennen, welche die Grundlage für die Entwicklung eines Organismus bildet; ja er findet sogar, daß uns die Macht des Gedächtnisses der organisierten Materie auf diesem Gebiete am gewaltigsten entgegentritt. Er entwickelt seinen Gedanken in folgender Weise:

Wir sind auf Grund zahlreicher Tatsachen zu der Annahme berechtigt, daß auch solche Eigenschaften eines Organismus sich auf seine Nachkommen übertragen können, welche er selbst nicht ererbt, sondern erst unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat, und daß infolgedessen jedes organische Wesen dem Keime, der sich von ihm trennt, ein kleines Erbe mitgibt, welches im individuellen Leben des mütterlichen Organismus erworben und hinzugelegt wurde zum großen Erbgute des ganzen Geschlechts." „Wenn man bedenkt, daß es sich hierbei um Forterbung von erworbenen Eigenschaften handelt, die an den verschiedensten Organen des Mutterwesens zur Entwicklung kamen, so muß zunächst in hohem Grade rätselhaft erscheinen, wie diese Organe auf den Keim, der an entfernter Stelle sich entwickelte, irgendwelchen Einfluß nehmen konnten; und deshalb haben gerade in die Erörterung dieser Frage allerlei mystische Ansichten sich eingedrängt."

Um den Vorgang dem physiologischen Verständnis näher zu rücken, weist HERING darauf hin, daß vermittelst des Zusammenhanges durch das Nervensystem sich alle Organe untereinander in einer mehr oder weniger großen gegenseitigen Abhängigkeit befinden und daß es dadurch möglich sei, „daß die Schicksale des einen widerhallen in den andern und von der irgendwo stattfindenden Erregung eine wenn auch noch so dumpfe Kunde bis zu den entferntesten Teilen dringt. Zu dem durch das Nervensystem vermittelten, leicht beschwingten Verkehr aller Teile untereinander geselle sich dann noch der schwerfälligere, welcher durch den Kreislauf der Säfte hergestellt werde."

HERING findet so deutlich genug den Weg angedeutet, auf dem die materielle Vermittelung zwischen den erworbenen Eigenschaften eines Organismus und derjenigen Besonderheit des Keimes liegt, vermöge deren er jene mütterlichen Eigenschaften auch seinerseits wieder zur Entwicklung zu bringen vermag.

„Wie eine unendlich kleine Verschiebung eines Punktes oder Punktkomplexes eines Kurvenbruchstückes hinreiche, um das Gesetz ihres ganzen Laufes zu ändern, so genüge auch eine unendlich kleine Einwirkung seitens des mütterlichen Organismus auf das molekulare Gefüge des Keimes, um bestimmend für seine ganze künftige Entwicklung zu werden." „Was aber ist", fügt HERING hinzu, dieses Wiedererscheinen von Eigenschaften des Mutterorganismus an dem sich entfaltenden Tochterorganismus anderes als eine Reproduktion solcher Prozesse seitens der organisierten Materie, an welchen dieselbe schon einmal, wenn auch nur als Keim im Keimstocke, teilnahm und deren sie jetzt, wo Zeit und Gelegenheit kommen, gleichsam gedenkt, indem sie auf gleiche oder ähnliche Reize in ähnlicher Weise reagiert, wie früher jener Organismus, dessen Teil sie einst war und dessen Geschicke damals auch sie bewegten."

„Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Uebung etwas so zur andern Natur geworden ist, daß auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer, wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird — und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen

Digitized by

einzelne Teile doch immer nur sie selbst sind und Fleisch von ihrem Fleische, und sie reproduziert dann das, was sie schon einmal als Teil eines großen Ganzen miterlebte — so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber ist ist nicht wunderbarer als dieses. Und ob es noch dieselbe organische Substanz ist, die ein einst Erlebtes reproduziert, oder ob es nur ein Abkömmling, ein Teil ihrer selbst ist, der unterdes wuchs und groß ward, dies ist offenbar nur ein Unterschied des Grades und nicht des Wesens."

Während die Eigenschaft, Zustände des Körpers zu empfinden und gleichsam im Gedächtnis dauernd zu bewahren, von Hering nur für die Keimzelle angenommen wird, kommt sie nach unserer Theorie der Biogenesis überhaupt der Substanz zu, welche Träger der Arteigenschaften ist und sich mehr oder minder in jeder Zelle des Körpers vorfindet. In diesem Punkte stimmen wir mit Herbert Spencer überein, dessen im Körper überall verbreitete physiologische Einheiten bei Neuerwerb von Eigenschaften sich ebenfalls in übereinstimmender Weise verändern. Insbesondere aber harmonieren unsere Anschauungen mit denjenigen von Nägeli. Dieser hervorragende Denker nimmt an, daß die zum Idioplasma organisierten Eiweißkörper ein Bild ihrer eigenen lokalen Veranderung nach anderen Stellen im Organismus führen und dort eine mit dem Bilde übereinstimmende Veränderung bewirken.

„Jede Veränderung, die das Idioplasma an irgendeiner Stelle erfährt, wird überall wahrgenommen und in entsprechender Weise verwertet. Wir müssen sogar annehmen, daß schon der Reiz, der lokal einwirkt, sofort überallhin telegraphiert werde und überall die gleiche Wirkung habe: denn es findet eine stete Ausgleichung der idioplasmatischen Spannungs- und Bewegungszustände statt. Diese fortwährende und allseitige Fühlung, welche das Idioplasma unterhält, erklärt den sonst auffallenden Umstand, daß dasselbe trotz der so ungleichartigen Ernährungs- und Reizeinflüsse, denen es in den verschiedenen Teilen eines Organismus ausgesetzt ist, doch sich überall vollkommen gleich entwickelt und gleich verändert, wie wir namentlich aus dem Umstande ersehen, daß die Zellen der Wurzel, des Stammes und des Blattes ganz dieselben Individuen hervorbringen" (l. c. p. 59). „Das Idioplasma in einem beliebigen Teil des Organismus erhält Kunde von dem, was in den übrigen Teilen vorgeht. Dies ist dann möglich, wenn seine Veränderungen und Stimmungen auf materiellem oder dynamischem Wege überallhin mitgeteilt werden."

Und an dritter Stelle heißt es: „Die von außen kommenden Reize treffen den Organismus gewöhnlich an einer bestimmten Stelle; sie bewirken aber nicht bloß eine lokale Umänderung des Idioplasma, sondern pflanzen sich auf dynamischem Wege auf das gesamte Idioplasma, welches durch das ganze Individuum sich in ununterbrochener Verbindung befindet, fort und verändern es überall in der nämlichen Weise, so daß die irgendwo sich ablösenden Keime jene lokalen Reizwirkungen empfunden haben und vererben."

III. Weitere Folgerungen.

Durch die im zweiten Abschnitt entwickelte Annahme, daß neuerworbene Eigenschaften des Individuums auch von der Erbmasse der Zelle festgehalten und so durch materielle Veranderungen zu einem bleibenden Besitz werden, der auf spätere Generationen mitvererbt wird,

Digitized by Google

läßt sich die im ersten Abschnitt erörterte Lehre von der Vererbung ererbter Eigenschaften noch von einer anderen Seite her beleuchten. Ueberhaupt läßt sich dem ganzen Entwicklungsprozeß mit seiner Kontinuität der sich ablösenden Generationen noch ein tieferes Verständnis abgewinnen.

Es ist klar, daß, wenn die neuerworbenen Eigenschaften eines Individuums als Bestandteil in die Erbmasse seiner Zellen eingehen und als ein dauernder Besitz späteren Generationen überliefert werden können, auch die von ihm ererbten Eigenschaften sich als ein Besitz betrachten lassen, der erst allmählich von früheren Generationen der Art im Laufe des großen Entwicklungsprozesses der Natur in Anpassung an äußere Ursachen erworben worden ist.

Die Erbmasse — so können wir, dem angeregten Ideengange folgend, weiter schließen — ist von kleinen Anfängen aus Schritt für Schritt um neue Glieder bereichert worden, hat ihr materielles Gefüge von Generation zu Generation verändert, immer neue Eindrücke in sich aufnehmend, dem Gehirn vergleichbar, das immer neue Reihen von Gedächtnisbildern und von daraus abgeleiteten Vorstellungen in seiner Substanz festhält.

Von solchem Standpunkt aus erscheint uns erst in ihrer wahren Bedeutung die besonders von der Darwinschen Schule ausgebildete, großartige Auffassung, daß die ganze Formenreihe, welche z. B. ein Säugetier vom einfachen Ei- bis zum kompliziertesten Endzustand in gesetzmäßiger Stufenfolge durchläuft, nichts anderes ist als eine Wiederholung des Entwicklungsprozesses, welchen die Art im Laufe vieler Erdperioden durchgemacht hat von dem Stadium der einfachen Zelle an allmählich emporsteigend zur Zellgemeinde, durch die Form der Blastula zur Gastrula, vom Wasserbewohner sich erhebend zum landbewohnenden Wirbeltier etc.

Im Besitz des Erbes zahlloser Generationen entfaltet die Eizelle die ererbten Anlagen, indem sie aus inneren Ursachen und dabei in beständigem Verkehr mit der Außenwelt in ähnlicher Weise wieder wächst, in welcher sich die Art in steter Wechselwirkung mit der Außenwelt — also angepaßt an sie — entwickelt hat.

So erscheint denn die Ontogonie eines Individuums, wie es nach Haeckels biogenetischem Grundgesetz heißt, als eine kurzgedrängte Rekapitulation der Phylogenie, oder die individuelle Entwicklungsgeschichte wiederholt nur die Stammesgeschichte. Im XXIX. Kapitel wird hierauf noch genauer eingegangen werden.

„Die Entfaltung der Anlagen des Idioplasma“, bemerkt Nägeli, das biogenetische Grundgesetz in seiner Weise ausdrückend, „hält sich im großen und ganzen an die phylogenetische Ordnung. Indem der ontogenetisch sich entwickelnde Organismus nacheinander die Stadien durchläuft, welche sein phylogenetischer Stamm durchlaufen hat, kommen die idioplasmatischen Anlagen in derjenigen Folge zur Verwirklichung, in der sie entstanden sind.“

Nach der Ausdrucksweise von Hering „steht so schließlich jedes organische Wesen der Gegenwart vor uns als ein Produkt des unbewußten Gedächtnisses der organisierten Materie, welche immer wachsend und immer sich teilend, immer neuen Stoff assimilierend und anderen der organischen Welt zurückgebend, immer Neues in ihr Gedächtnis auf-

nehmend, um es wieder und wieder zu reproduzieren, reicher und immer reicher sich gestaltete, je länger sie lebte".

„Die ganze individuelle Entwicklungsgeschichte eines höher organisierten Tieres bildet aus diesem Gesichtspunkt eine fortlaufende Kette von Erinnerungen an die Entwicklungsgeschichte jener großen Wesenreihe, deren Endglied dieses Tier bildet; und wie eine verwickelte Wahrnehmung durch eine flüchtige und sozusagen oberflächliche Reproduktion lange und mühsam eingeübter Hirnprozesse zustande kommt, so durchläuft der sich entwickelnde Keim schnell und nur andeutungsweise eine Reihe von Phasen, die in der Wesenreihe, deren Abschluß er bildet, während eines unabsehbar langen Lebens nur Schritt für Schritt zur Entwicklung und Fixierung im Gedächtnis der organisierten Materie gelangten."

Am Schluß dieses Abschnittes wollen wir noch einmal zur Verhütung von Mißverständnissen, die sich auf diesen schwierigen Gebieten leicht einstellen, ausdrücklich hervorheben, daß wir, dem von Hering angeführten Gedankengang folgend, hervorheben wollten, wie zwischen den wunderbaren Eigenschaften des Idioplasma und den nicht minder wunderbaren Eigenschaften der Hirnsubstanz eine Analogie, eine gewisse Uebereinstimmung, besteht.

Daß diese Analogie keine Identität ist, braucht für den Einsichtigen kaum bemerkt zu werden; denn wie die materiellen Grundlagen der Hirnsubstanz und des Idioplasma verschiedene sind, so wohl auch die in beiden ablaufenden Prozesse. Daher können wir im allgemeinen auch nicht empfehlen, das für die Hirnphänomene gebrauchte Wort „Gedächtnis" und „Erinnerung" auf das Vermögen der Erbmasse, Reihen von Zuständen festzuhalten und wieder zu reproduzieren, einfach zu übertragen. Dagegen halten wir den Vergleich für außerordentlich lehrreich, weil er uns auf Eigenschaften der organisierten Substanz hinweist, von denen uns die anatomisch-physiologische Untersuchung nichts lehren kann, von denen uns aber das Studium unserer eigenen Bewußtseinsvorgänge oder die Psychologie Kunde gibt.

In beiden Fällen läßt sich der Prozeß auf seine allgemeinste Formel zurückführen, wenn wir sagen: Aeußere Ursachen üben auf ein zusammengesetztes organisches System Wirkungen aus, die in ihm aufbewahrt und zu inneren Ursachen werden, die sich in der Folge wieder in abgeleiteten Wirkungen innerhalb des Systems manifestieren und zu ihrer Erklärung herangezogen werden müssen. Wenn ein Erinnerungsbild an Ereignisse, die längst abgelaufen sind und daher nicht mehr unmittelbar auf uns wirken können, trotzdem aus inneren Ursachen von der Hirnsubstanz reproduziert wird, so offenbart sich uns darin die Macht des Gedächtnisses oder des Erinnerungsvermögens der organisierten Substanz. Wenn embryonale Prozesse, abgelöst vom unmittelbaren Eingreifen äußerer Ursachen, als Folge innerer Ursachen, die auf der eigentümlichen, im Laufe der Stammesgeschichte langsam erworbenen Organisation der Erbmasse beruhen, in zweckmäßiger Weise Organe schaffen, die, wie Auge und Ohr, für äußere, erst später eintretende Einwirkungen im voraus berechnet sind, so offenbart sich uns darin das Wesen der Vererbung, jener Fähigkeit der organischen Substanz, Einwirkungen der Außenwelt, die sie einmal erfuhr, als einen Bestandteil in ihr System mit aufzunehmen und in eine Anlage umzuwandeln, bereit, sich bei Gelegenheit zu entfalten, gleichwie das im Gedächtnis

Digitized by Google

der Hirnsubstanz aufbewahrte Erinnerungsbild wieder lebendig werden kann.

Wir haben jetzt eine allgemeine Formel gewonnen, mit welcher sich das am Eingang des Abschnittes aufgeworfene Problem beantworten läßt, wie es zu erklären sei, daß in der Entwicklung eines Organismus die Organe in ihrer späteren Form meist angelegt werden, lange Zeit ehe sie in Funktion treten, Speicheldrüsen, ehe Speichel abgesondert wird, mechanische Strukturteile, wie Knochen, noch bevor sie Zug und Druck auszuhalten haben, Augen und Ohren, noch bevor die Bedingungen, zu sehen und zu hören, für sie vorhanden sind etc.

Es liegt hier offen auf der Hand, daß die Entwicklung der genannten Teile sich weder mit dem Satze vom Gebrauch und Nichtgebrauch der Teile, noch in irgendeiner anderen Weise durch unmittelbare Bewirkung durch äußere Ursachen erklären läßt, sondern es müssen hier zur Erklärung innere Ursachen herangezogen werden, in welchen sich die Macht der Vererbung oder die Entfaltung von Anlagen der Erbmasse offenbart; das heißt, wir müssen sagen: während der Entwicklung nehmen die embryonalen Teile diese und jene für besondere Gebrauchsweisen berechneten Formen an, weil diese im Laufe der Stammesgeschichte von den vorausgegangenen Generationsreihen allmählich erworben und durch bleibende Eindrücke in dem materiellen System der Erbmasse (Engramme Semons) festgehalten worden sind.

Zurzeit sind wohl alle Versuche als aussichtslos zu betrachten, einen Mechanismus oder eine Struktur der organisierten Substanz sich auszuklügeln, vermöge deren die Erscheinungen des Gedächtnisses und die Erscheinungen der Vererbung erworbener Charaktere durch die Zelle sich mechanisch erklären lassen.

Beim Gehirn sind wir zwar in den feineren Bau schon tief eingedrungen. Zahlreiche Ganglienzellen und noch zahlreichere, feinste Nervenfibrillen sind nachgewiesen und in ihren gegenseitigen Verbindungen studiert worden. Gleichwohl bleibt es nach wie vor ein Rätsel, wie die organisierte Substanz Eindrücke der Außenwelt in Zeichen festzuhalten und aus ihnen wieder nach langer Zeit früher Erfahrenes zu reproduzieren vermag. Namentlich aber ist uns der Mechanismus absolut unvorstellbar, vermittelst dessen Reihen von Eindrücken in der Zeitfolge wieder gesetzmäßig verbunden werden können, wie im Gedächtnis eines Klavierspielers sich Akkord an Akkord in Blitzeseile anschließt und wie Muskelgruppen der Hand zu den kompliziertesten Bewegungen veranlaßt werden.

Von der Erbmasse, dem Idioplasma, ist uns die feinere Organisation, da sie ganz dem Molekulargebiet angehört, absolut unbekannt. Nägeli und Weismann haben zwar den Versuch gemacht, sich eine Organisation auszudenken. Um zu beurteilen, was durch solche Versuche erreicht werden kann, möge man erwägen, was vor 100 Jahren wohl ein Forscher zuwege gebracht haben würde, der sich vorgenommen hätte, auf spekulativem Wege die Zellen- und Gewebelehre zu erfinden und die Wirkungsweise der Organe aus ihrer elementaren Zusammensetzung zu begreifen!

Wir haben es daher vorgezogen, uns in dieser Frage nur sehr vorsichtig auszudrücken und nur die Vermutung auszusprechen, daß die Substanz, welche so verwickelte Erscheinungen hervorzubringen imstande ist, eine sehr komplizierte micellare Organisation oder einen Aufbau aus zahlreichen, verschiedenartigen, selbsttätig wachsenden und sich ver-

Digitized by Google

mehrenden Elementareinheiten (Genen oder Bioblasten) aufweisen müsse. Aber es ist gar nicht ausgeschlossen, daß das Verfahren, mit dem die Natur ihre Wirkungen hervorbringt, ein viel einfacheres oder wenigstens ein anders geartetes ist, als wir uns vorstellen.

Weniger schwierig ist es vielleicht zu verstehen, daß die in der Erbmasse vorhandenen Anlagen sich zeitlich in einer gewissen Reihenfolge entfalten müssen. Denn hier bietet uns der Entwicklungsprozeß selbst einen Anhalt dar, indem er lehrt, daß sich die Anlagen in demselben Maße entfalten, als die Anlagesubstanz durch Vermehrung der Zellen wächst. Durch fortschreitende Vermehrung der Zellen werden durch ihr Zusammenwirken allein schon immer neue embryonale Zustände geschaffen, in derselben Reihenfolge, wie sie in der Stammesgeschichte entstanden sind. Die einzelnen Zellen werden zueinander und zu ihrer äußeren Umgebung in neue Bedingungen gebracht, durch welche die in ihnen latenten Anlagen geweckt werden. Die jeweilig von einer Zelle zu verrichtende Funktion wird in erster Linie, wie Vöchting sich ausdrückt, durch den morphologischen Ort bestimmt, den sie an der Lebenseinheit einnimmt. Ihre ungleiche Differenzierung ist, um einen Ausdruck von Driesch zu gebrauchen, „eine Funktion des Ortes". In den Kapiteln, welche von den inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses handeln (Kapitel XXII—XXIV), wurde auf diesen Umstand schon ausdrücklich hingewiesen. In demselben Sinne bemerkt Nägeli: „Mit dem wichtigen Umstande, daß die idioplasmatischen Anlagen in derselben Folge zur Verwirklichung kommen, in der sie entstanden sind, steht der andere, vielleicht nicht minder bemerkenswerte Umstand in Verbindung, daß das Idioplasma bei der ontogenetischen Entwicklung sich sukzessive in anderer morphologischer, teilweise auch in anderer physiologischer Umgebung befindet, und zwar jeweilen in derjenigen Umgebung, welche mit jener analog ist, in der die Anlage, die sich zunächst entfalten soll, entstanden ist. Es ist aber selbstverständlich, daß die Beschaffenheit der umgebenden Substanz nicht ohne Einfluß auf die Entfaltung der idioplasmatischen Anlagen sein kann."

NEUNUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

Ergänzende Betrachtungen.

I. Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz.

In allen unseren Betrachtungen haben wir gleichsam als eine Maßeinheit für die Untersuchung der Organismenwelt die Zelle hingestellt. Sie steht im Mittelpunkt der Theorie der Biogenesis. Auf ihrer Eigenschaft, sich durch Teilung zu vermehren, beruht allein die Kontinuität der Entwicklung. Eingeschoben als Fortpflanzungszelle zwischen die aufeinanderfolgenden Generationen sich entwickelnder, funktionierender und wieder absterbender, vielzelliger Individuen, erhält sie allein den Lebensprozeß der „naturhistorischen Art“ mit ihren spezifischen Eigenschaften.

Durch dergleichen Erwägungen wurden wir zu dem Begriff der Artzelle geführt, d. h. einer Zelle, in deren feinerer (micellarer) Organisation die wesentlichen Eigenschaften der Art als Bestimmungsstücke, übersetzt in das System von Zelleneigenschaften, enthalten sind. Aus so vielen Species sich das Pflanzen- und das Tierreich zusammensetzt, ebensoviele Artzellen sind in ihm zu unterscheiden. Sie sind die Repräsentanten der Species, deren wesentliche Charaktere in ihnen auf die einfachste Formel gebracht sind.

Aus philosophischen Gründen, die hier nicht weiter erörtert sind, nehmen wir die Hypothese an, daß die jetzt lebenden Pflanzen- und Tierspecies die bald mehr, bald minder komplizierten Endprodukte eines unendlich langen historischen Entwicklungsprozesses sind, in welchem die organische Lebenssubstanz — wir wollen uns hier eines sehr allgemeinen Ausdrucks bedienen — beginnend mit Zuständen sehr einfacher Organisation, sich allmählich von Stufe zu Stufe erhoben hat.

Da nun die komplizierteren, vielzelligen Vertreter der Art, die Individuen höherer Ordnung (das Soma Weismanns) ihrer Anlage nach schon durch die Organisation der Artzellen bestimmt werden, so müssen die letzteren in der Erdgeschichte ebenfalls eine korrespondierende Entwicklung von einfacheren zu immer komplizierteren Zuständen ihrer feineren Organisation durchlaufen haben. Wie sich ein kleines, gut angelegtes Kapital durch Zinsen vermehren und ins Ungemessene vergrößern kann, so wächst auch die in der Artzelle eingeschlossene Erbmasse, mit kleinen Anfängen beginnend, indem von Generation zu Generation Eigenschaften, welche im Lebensprozeß der Art neu erworben werden, zum überlieferten Stammgut hinzugeschlagen werden.

Digitized by Google

In diesem Sinne spricht auch NÄGELI „von einer Geschichte des idioplasmatischen Systems, welches in dem Laufe der Zeiten immer reicher gegliedert wird und daher mit der Generationenfolge immer reicher gegliederte Individuen erzeugt“. „Den ganzen Stammbaum“ bezeichnet er „im Grunde als ein einziges, aus Idioplasma bestehendes, kontinuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet. Es gestaltet sich dieses Kleid, entsprechend seiner eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger und gibt jedesmal mit dem Wechsel desselben auch den größten Teil seiner eigenen Substanz preis.“

Unsere Lehre, daß die Artzelle ebenso wie der aus ihr sich entwickelnde, vielzellige Repräsentant der Art im allgemeinen eine fortschreitende, und zwar korrespondierende Entwicklung im Laufe der Erdgeschichte durchgemacht haben, steht in einem gewissen Widerspruch zu dem „biogenetischen Grundgesetz“. Nach der von HAECKEL aufgestellten Formel „ist die Keimesgeschichte ein Auszug der Stammesgeschichte; oder: die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.“

HAECKEL läßt den Parallelismus zwischen beiden Entwicklungsreihen allerdings „dadurch etwas verwischt sein, daß meistens in der ontogenetischen Entwicklungsstufe vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phylogenetischen Entwicklungskette früher existiert und wirklich gelebt hat“.

„Wenn der Parallelismus beider Reihen“, bemerkt er, „vollständig wäre, und wenn dieses große Grundgesetz von dem Kausalnexus der Ontogenese und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloß mit Hilfe des Mikroskopes und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechtes von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jene Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht imstande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im einzelnen festzustellen; vielmehr stoßen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken.“

Die Theorie der Biogenesis macht an der von HAECKEL gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes wichtige Abänderungen und erläuternde Zusätze aus einem doppelten Grund notwendig. Einmal lassen sich die ontogenetischen Stadien ihrem ganzen Wesen nach nicht

Digitized by Google

als Wiederholungen der Formen, die sich in der langen Vorfahrenreihe einander gefolgt sind, wissenschaftlich charakterisieren. Zweitens läßt sich eine gemeinsame Abstammung allein auf eine gewisse Aehnlichkeit embryonaler Formen, wie es so vielfach geschieht, nicht begründen.

Nehmen wir, um unseren Gedankengang an einem Beispiel zu erklären, die Eizelle. Indem jetzt die Entwicklung eines jeden Organismus mit ihr beginnt, wird keineswegs der Urzustand rekapituliert aus der Zeit, wo vielleicht nur einzellige Amöben oder dergleichen auf unserem Planeten existierten. Denn nach unserer Theorie ist die Eizelle eines jetzt lebenden Säugetieres kein einfaches und indifferentes, bestimmungsloses Gebilde, als welches sie nach dem biogenetischen Grundgesetz betrachtet werden müßte; vielmehr erblicken wir in ihr das außerordentlich komplizierte Endprodukt eines sehr langen historischen Entwicklungsprozesses, den die organisierte Substanz seit jener hypothetischen Epoche der Einzelligen durchgemacht hat. In dem Säugetierei sind ja alle Bedingungen vereinigt, daß aus ihm nach Ablauf einer kurzen Zeit eine ganz bestimmte Säugetierart mit ihren zahllosen, spezifischen Merkmalen, mit ihren komplizierten Organ- und Gewebsformen hervorgehen muß. Es ist, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die A n l a g e der bestimmten Säugetierart oder die Säugetierart im Eistadium.

In gleicher Weise trägt die Eizelle eines jeden Lebewesens die Anlage oder das Naturgesetz, nach welchem sie sich zu dieser oder jener Organismenart entwickelt, fertig in sich. Die Eigenschaften, die in einer für unser Erkenntnisvermögen verborgenen Weise im Ei enthalten sind, werden durch den Entwicklungsprozeß nur allmählich für uns offenbar gemacht. Insofern können wir die Ontogenese als eine biologische Analyse der Eizelle, nämlich ihres Inhalts an Anlagen, bezeichnen und der chemischen Analyse vergleichen, durch die uns der Chemiker, allerdings in einer viel einfacheren und anderen Weise, das Wesen einer bestimmten chemischen Verbindung durch Zerlegung in ihre Elemente erklärt.

Von diesem Gesichtspunkt aus sind die befruchteten Eizellen der einzelnen Pflanzen- und Tierarten ihrem Wesen nach ebensosehr voneinander verschieden und sind ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede als die am Ende der Ontogenese fertig gebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen.

Wenn also schon die Eier eines Säugetieres mit denen eines Reptils und eines Amphibiums nicht zu vergleichen sind, weil sie ihrer ganzen Organisation nach nur die Anlagen für ein Säugetier, wie diese für ein Reptil oder ein Amphibium, repräsentieren, um wie viel mehr müssen sie von jenen hypothetischen einzelligen Amöben verschieden sein, deren Idioplasma keine andere Anlage aufzuweisen hatte, als nur wieder Amöben ihrer Art zu erzeugen!

Wie aus solchen Erwägungen auf das klarste hervorgeht, beginnt der Entwicklungsprozeß eines der Gegenwart angehörenden vielzelligen Organismus nicht da, wo er nach der Annahme der Rekapitulationshypothese vor Urzeiten einmal begonnen hat, sondern er ist die unmittelbare Fortsetzung des höchsten Punktes, bis zu welchem überhaupt die organische Entwicklung bis jetzt geführt hat.

M i t d e r Z e l l e n i m m t d i e O n t o g e n e s e f ü r g e w ö h n l i c h n u r d e s w e g e n w i e d e r i h r e n A n f a n g, w e i l s i e d i e e l e m e n t a r e G r u n d f o r m i s t, a n w e l c h e d a s o r g a n i s c h e L e b e n b e i m Z e u g u n g s p r o z e ß g e b u n d e n i s t und weil sie für sich schon die Eigenschaften ihrer Art „der Anlage nach“ repräsentiert und, losgelöst

Digitized by Google

von der höheren Individualitätsstufe, die aus der Vereinigung von Zellen hervorgegangen ist, wieder imstande ist, das Ganze zu reproduzieren.

Die Eizelle von jetzt und ihre einzelligen Vorfahren in der Stammesgeschichte, die Amöben, sind nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, miteinander vergleichbar, im übrigen aber in ihrem eigentlichen Wesen außerordentlich verschieden voneinander. Denn das Idioplasma jener Amöben — so müssen wir schließen — muß noch von einer relativ sehr einfachen mizellaren Organisation sein, da es nur wieder Amöben hervorzubringen die Anlage hat; die Eizelle eines Säugetieres dagegen ist eine hochkomplizierte Anlagesubstanz, wie früher zu begründen versucht wurde.

Das Verhältnis der Eizelle zu dem aus ihr entstehenden Zellverband läßt sich auch durch ein Gleichnis noch besser veranschaulichen.

Die Artzelle nimmt im Verhältnis zu dem entwickelten Organismus eine ähnliche Stellung ein wie der einzelne Mensch zum staatlichen Organismus. Wie die Zelle, so kann auch ein einzelnes, von einem bestehenden Staat losgetrenntes und auf eine unbewohnte Insel isoliertes Menschenpaar der Ausgang eines neuen Staatengebildes werden. Dieses wird bei Gleichheit der äußeren Faktoren doch sehr verschieden ausfallen, je nach den Eigenschaften des isolierten Menschenpaares, je nachdem es der schwarzen, der roten oder weißen Rasse angehört. Es wird aber auch verschieden ausfallen, wenn die Isolierung an Gliedern ein und derselben Rasse, aber zu weit entfernten Zeiten menschlicher Staatenbildung vorgenommen wurde. Ein Vorfahre aus einer zweitausendjährigen Vergangenheit, z. B. am Beginn der deutschen Geschichte, wird sich auf der unbewohnten Insel in anderer Weise einzurichten beginnen als ein jetzt lebender Vertreter derselben Rasse, der einen großen Teil der Kulturerrungenschaften vieler Jahrhunderte in seinem Gedächtnis bewahrt und sie zum Teil wieder seiner Deszendenz überliefert. In beiden Fällen werden gleichfalls wieder die entstehenden Staatengebilde etwas verschieden ausfallen müssen, weil ihre Ausgangspunkte verschieden waren, weil die isolierten Menschenpaare die Träger der Kultur verschieden weit entwickelter Gemeinschaften waren, von welchen sie abgelöst wurden.

Aehnliche einschränkende und erläuternde Zusätze, wie für das einzellige, sind auch für jedes folgende Stadium in der Ontogenie zu machen. Wenn wir sehen, daß embryonale Zustände höherer Tiergruppen mit den ausgebildeten Formen verwandter, aber im System tiefer stehender Tiergruppen mancherlei Vergleichspunkte darbieten, so liegt dies, wie schon C. E. v. Baer richtig hervorgehoben hat, daran, „daß die am wenigsten ausgebildeten Tierformen sich vom Embryonenzustand wenig entfernen und daher einige Aehnlichkeit mit den Embryonen höherer Tierformen behalten". „Im Grunde ist aber nie der Embryo einer höheren Tierform, einer anderen Tierform gleich" (Baer, 1828, p. 224).

Wenn ein Systematiker einen einfachen Hydroidpolypen und die nur in geringfügigen äußeren Merkmalen unterschiedenen Gastrulaformen eines Seesterns, eines Brachiopoden, einer Sagitta, eines Amphioxus auf Grund ihrer Aehnlichkeit im Tiersystem zu einer Gruppe der Gasträaden vereinigen wollte, so würde er handeln wie ein Chemiker, der verschiedene chemische Körper nach äußeren Merkmalen der Farbe, der Kristallbildung und dergleichen zu einer Gruppe im chemischen System vereinigte, auch wenn sie alle mit ganz verschiedenen, vom Laien allerdings nicht erkennbaren und durch ihn nicht nachzuweisenden Molekularstrukturen versehen sind. Wie in der chemischen Systematik nicht ein

Digitized by Google

grob in die Augen springendes Merkmal als Einteilungsprinzip zu verwerten ist, so auch bei der Einordnung der äußerlich einander ähnlichen Gastrulaformen. Denn die Gastrulae eines Echinodermen, eines Cölenteraten, eines Brachiopoden, eines Amphioxus tragen trotz aller äußeren Aehnlichkeit stets der Anlage nach und als solche für uns nicht erkennbar die Merkmale ihres Typus und ihrer Klasse an sich, nur noch im unentwickelten Zustand. Alle Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit voneinander unterschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten, ausgewachsenen Repräsentanten der betreffenden Art.

Daß gewisse Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann.

Der einzellige Organismus kann sich seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen Organismus nur auf dem Wege der Zellenteilung umwandeln. Daher muß bei allen Lebewesen die Ontogenese mit einem Furchungsprozeß beginnen. — Aus einem Zellenhaufen kann sich ein Organismus mit bestimmt angeordneten Zellenlagen und Zellengruppen nur gestalten, wenn sich die Zellen bei ihrer Vermehrung in feste Verbände zu ordnen beginnen und dabei nach gewissen Regeln, mit einfacheren Formen beginnend, zu komplizierteren fortschreiten. So setzt die Gastrula als Vorbedingung das einfachere Keimblasenstadium voraus. So müssen sich die Embryonalzellen erst in Keimblätter anordnen, welche für weitere in ihrem Bereich wieder stattfindende Sonderungsprozesse die notwendige Grundlage sind. Die Anlage zu einem Auge kann sich bei den Wirbeltieren erst bilden, nachdem sich ein Nervenrohr vom äußeren Keimblatt abgeschnürt hat, da in ihm das Bildungsmaterial für die Augenblasen mitenthalten ist.

So führt uns die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Tiere teils untereinander, teils mit den ausgebildeten Formen niederer Tiergruppen zur Erkenntnis allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwicklungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird. Bestimmte Formen werden trotz aller beständig einwirkenden, umändernden Faktoren im Entwicklungsprozeß mit Zähigkeit festgehalten, weil nur durch ihre Vermittelung das komplizierte Endstadium auf dem einfachsten Wege und in artgemäßer Weise erreicht werden kann.

Endlich muß zur richtigen Beurteilung ontogenetischer Gestaltungen stets auch beachtet werden, daß äußere und innere Faktoren auf jede Stufe der Ontogenese wohl noch in höherem Grade umgestaltend einwirken als auf den ausgebildeten Organismus. Jede kleinste Veränderung, welche auf diese Weise am Beginn der Ontogenese neu bewirkt worden ist, kann der Anstoß für immer augenfälligere Formwandlungen auf späteren Stufen werden.

So sehen wir, wie die Masse des Deutoplasma und seine Verteilung in der Eizelle allein schon genügt, um dem Furchungsprozeß, der Bildung der Keimblätter, der Keimblase, der Gastrula, ein sehr verschiedenartiges Gepräge aufzudrücken; wir sehen sogar, daß das hervorgehobene Moment die Bildung der Körperformen, die Anlage des Darmes (seine Abschnürung vom Dottersack), die Anlage des Herzens aus zwei Hälften

Digitized by Google

bei den meroblastischen Eiern etc. etc. bis in weit vorgerückte Stadien der Ontogenese auf das nachhaltigste beherrscht. Ferner kann der Embryo durch Anpassung an besondere Bedingungen des embryonalen Lebens, welche vorübergehender Natur sind, Organe von ebenfalls vergänglicher Natur gewinnen. Beim Säugetierei z. B. entwicklen sich die verschiedenen Embryonalhüllen, Amnion, Chorion und Placenta, durch Anpassung an die Bedingungen, welche der längere Aufenthalt in der Gebärmutter mit sich bringt. In dieser und anderer Weise können in die Ontogenese ganz neue Gestaltungen gewissermaßen eingeschoben werden (Caenogenese von HAECKEL), Gestaltungen, welche in der Vorfahrenkette als ausgebildete Zustände nicht existiert haben und ihrer Natur nach nicht haben existieren können.

Ueberhaupt ist bei der Vergleichung ontogenetischer Stadien mit vorausgegangenen ausgebildeten Formen der Vorfahrenkette, die selbst uns unbekannt sind und bleiben werden, immer im Auge zu behalten, daß infolge der mannigfachsten Einwirkungen äußerer und innerer Faktoren das ontogenetische System in beständiger Veränderung begriffen ist, und zwar sich im allgemeinen in fortschreitender Richtung verändert, daß daher in Wirklichkeit ein späterer Zustand niemals mehr einem vorausgegangenen entsprechen kann. In einem Bild hat NÄGELI das Verhältnis ganz passend ausgedrückt, indem er sagt: Die Anlagesubstanz, aus welcher sich ein neues Individuum entwickelt, „zieht mit jeder Generation ein neues Kleid an, d. h. sie bildet sich einen neuen, individuellen Leib. Sie gestaltet dieses Kleid, entsprechend ihrer eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger aus.“

Ontogenetische Stadien geben uns daher nur stark abgeänderte Bilder von Stadien, wie sie in der Vorzeit einmal als ausgebildete Lebewesen existiert haben können, entsprechen ihnen aber nicht ihrem eigentlichen Inhalte nach, da ja inzwischen die Anlagesubstanz eine Fortentwicklung erfahren hat.

Daher kann man, streng genommen, in den Entwicklungsstadien eines Organismus weder von einer Caenogenese noch von einer Palingenese sprechen. Denn das Wesen der Entwicklung besteht ja gerade darin, daß alle Teile eines Organismus auf allen Stadien der Entwicklung anpassungsfähig sind sowohl in ihren Beziehungen zueinander als zu äußeren Faktoren und Veränderungen eingehen, durch die sich von dem entsprechenden Zustand ihres Vorfahren unterscheiden.

Wenn wir die bis jetzt im 29. Kapitel entwickelten Ideengänge zusammenfassen, so führt uns die Theorie der Biogenesis zu folgenden drei allgemeinen Thesen.

Erste These. Man muß in der Artentwicklung zwei verschiedene Reihen von Vorgängen auseinanderhalten:

1) Die Entwicklung der Artzelle, welche sich in einer stetig fortschreitenden Richtung von einer einfachen zu einer komplizierteren Organisation ihres Idioplasma fortbewegt;

2) die sich periodisch wiederholende Entwicklung des vielzelligen Individuums aus dem einzelligen Repräsentanten der Art oder die einzelne Ontogenie, die im allgemeinen nach denselben Regeln wie in den vorausgegangenen Ontogenien erfolgt, aber jedesmal ein wenig

Digitized by Google

modifiziert, entsprechend dem Betrag, um welchen sich die Artzelle selbst in der Erdgeschichte verändert hat.

Zweite These. Beide Entwicklungsreihen müssen in einem kausalen Abhängigkeitsverhältnis stehen und einen Parallelismus zueinander zeigen. Denn einmal muß jede Veränderung in der Anlage der Eizelle notwendigerweise einen entsprechend abgeänderten Verlauf der Ontogenese zur Folge haben. Und umgekehrt kann eine Veränderung, welche in späteren Stadien und im Endprodukt der Ontogenese durch äußere Faktoren bewirkt worden ist, nur dann zu einem bleibenden Erwerb der Art werden und sich nur dann in der Folge immer wieder geltend machen, wenn sie das Idioplasma der Eizelle für die nächste Generation in entsprechender Weise abgeändert hat. Ich habe dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Endresultat der Ontogenese andererseits als das **ontogenetische Kausalgesetz** und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt bezeichnet.

Dritte These. Aus dem ontogenetischen Kausalgesetz folgt mit logischer Notwendigkeit, daß die Eizelle einer heute lebenden Organismenart ihrer ganzen Anlage oder ihrem eigentlichen wahren Wesen nach nicht dem Anfangsstadium der Phylogenese verglichen oder als Rekapitulation desselben bezeichnet werden kann. Wie das ausgebildete Tier, ist auch die Eizelle, aus der es entsteht, eine Endform des phylogenetischen Entwicklungsprozesses und muß sich, sofern wir eine Entwicklung aus einfachsten Anfangsformen des Lebens annehmen, zu der komplizierten Anlage, die es heute repräsentiert, ebensogut erst in unendlichen Zeiträumen entwickelt haben wie die ihr entsprechende Endform. Was aber hier für die Eizelle bewiesen ist, das gilt in gleicher Weise, wie sich ja von selbst versteht, für jedes andere aus dem Ei hervorgehende Entwicklungsstadium.

Abgesehen von den schon angestellten Erwägungen, will es mir auch noch aus einem anderen Grund nicht zutreffend erscheinen, die einzelnen Stadien des ontogenetischen Prozesses als eine Wiederholung der Formenreihe ausgestorbener Vorfahren zu bezeichnen. Diese sind ja abgeschlossene Endformen, selbständige Individuen, welche das Vermögen, sich direkt ineinander umzuwandeln, gar nicht besitzen und sich daher auch nicht als Glieder einer Entwicklungskette aneinanderreihen lassen. Bezeichnen wir Urgroßeltern, Großeltern, Eltern und Kind mit den Buchstaben A, B, C, D, so kann sich nicht A in B, B in C und C in D unmittelbar umwandeln, sondern die vier Generationen treten nur dadurch in einen genetischen Zusammenhang, daß sie sich durch Keimzellen fortpflanzen, welche erst auf Grund ontogenetischer Prozesse die Endformen B, C, D liefern. Wenn hierbei auch D diese und jene spezielle Eigenschaft von A, B, und C, wie man sich ausdrückt, erbt, so kann man doch nicht sagen, daß D in seiner Entwicklung die Ahnenreihe A, B und C durchläuft, vielmehr geht D aus seiner Anlage direkt hervor, ohne erst A, B und C zu werden.

In einem ganz anderen Verhältnis als die Reihe der Vorfahren stehen die Entwicklungsstadien einer Ontogenese zueinander; sie laufen an ein und demselben Individuum ab. Denn mögen wir eine befruchtete Eizelle, eine Keimblase, eine vielblättrige Keimscheibe, einen Embryo

mit Kiemenspalten während einer Ontogenese einer Tierart vor uns haben, so ist es doch immer ein und dasselbe Individuum, nur in verschiedenen Stufen seiner Ausbildung, die sich unmerklich, und ohne sich überhaupt streng gegeneinander abgrenzen zu lassen, ineinander umwandeln. Wie die Eizelle die Anlage für den ganzen Entwicklungsprozeß, so trägt jedes einzelne weitere Stadium die Anlage für das nächstfolgende und so weiter in sich.

Daher sind die einzelnen, sich ineinander umwandelnden Stadien einer Ontogenese ihrem innersten Wesen nach von den Formen einer Ahnenreihe, die sich gar nicht ineinander umwandeln können, verschieden. In physiologischer Hinsicht spricht sich dies auch schon in dem Umstand aus, daß embryonale Organe und Gewebe während der Ontogenese sich meist längere Zeit in einem funktionslosen Zustand befinden oder auch für ganz andere Zwecke von vornherein bestimmt sind als die Organe niederer Tierformen, zu welchen sie morphologische Beziehungen (Homologien) darbieten, wie die Schlundbögen von Säugetierembryonen zu den Kiefer- und Kiemenbögen der Fische und Amphibien.

Wenn die Vorstellung, daß die Keimformenkette eine Wiederholung der Stammformenkette ist, sich in dieser Form nicht aufrecht erhalten läßt, was sollen wir dann an ihre Stelle setzen? Eine richtige Vorstellung der ursächlichen Beziehungen, die zwischen Ontogenese und Phylogenese bestehen, gewinnen wir, wenn wir den ganzen Formenkreis, der von der befruchteten Eizelle zum ausgebildeten Organismus führt, zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen und zu einer ontogenetischen Einheit zusammenfassen. Dann läßt sich die Stammesgeschichte des Individuums einer Art mit einer Kette vergleichen, die sich aus einzelnen Gliedern — das sind die aneinander anschließenden zahllosen Entwicklungskreise oder Ontogenien — zusammensetzt.

Der Vorzug unserer Betrachtungsweise ist ein doppelter. Denn einmal sind die Glieder der genealogischen Kette Größen, die sich wirklich untereinander vergleichen lassen, und zweitens stehen die einzelnen Glieder auch wirklich in einem genetischen und ursächlichen Zusammenhang untereinander, da die Endform einer Ontogenie wieder die Eizelle liefert, welche der Ausgangspunkt der nächstanschließenden Ontogenie wird. Wer der Lehre von der natürlichen Schöpfungsgeschichte der Organismen anhängt, wird annehmen, daß die einzelnen Glieder der genealogischen Kette in geringem Grade veränderliche Größen sind, trotzdem in den unmittelbar aneinanderschließenden Entwicklungskreisen der Ablauf ein sehr gleichartiger ist. Er wird ferner annehmen, daß die einzelnen Glieder, je weiter wir sie nach rückwärts verfolgen, in sehr langen Zwischenräumen immer einfacher werden, daß sowohl die Endformen in ihrer Organisation als auch gleichzeitig die Eizellen in ihrer Anlage sich vereinfachen und daß Hand in Hand hiermit der Ablauf der Ontogenese mit seinen Zwischenformen und Uebergangsstadien ein weniger komplizierter und auch ein kürzerer wird.

Nach unserer Fassung schließt das Entwicklungsproblem zwei Aufgaben in sich: Erstens ist zu untersuchen, wie und durch welche Mittel sich die in der Eizelle gegebene Anlage mittels der Ontogenese in die ausgebildete Endform entfaltet, oder mit anderen Worten, wie das im Ei verborgene innere Entwicklungsgesetz verwirklicht wird; und zweitens muß erforscht werden, wie im phylogenetischen Prozeß die Eigenschaften und Anlagen der Eizelle entstanden sind, durch welche sie wieder der Ausgangspunkt bestimmt gerichteter, komplizierter, ontogenetischer

Digitized by Google

Prozesse wird. Hier liegen die schwierigsten und höchsten Probleme, welche der biologischen Forschung in Gegenwart und Zukunft gestellt sind, die Frage nach der Veränderlichkeit der Organismenwelt unter dem Einfluß äußerer Faktoren, die Frage der Vererbung, die Frage, was man sich unter Anlage in der Eizelle vorzustellen hat, wie Anlagen entstehen und schwinden, und in welcher Weise sie überhaupt den gesetzmäßigen Ablauf der Entwicklung bestimmen.

Die Erörterungen über das biogenetische Grundgesetz legen es uns nahe, auch auf eine strittige Frage der Deszendenztheorie noch in einigen Sätzen einzugehen. Bekanntlich stehen sich zwei Hypothesen gegenüber, die man als monophyletische und polyphyletische bezeichnet hat.

Aus der Tatsache, daß die Ontogenese der Pflanzen- und Tierarten gewöhnlich mit einem einfachen Zellenstadium, dem befruchteten Ei, beginnt, hat man auf die Abstammung aller Organismen von einem gemeinsamen, einzelligen, indifferenten Vorfahren geschlossen; man hat die Hypothese vom monophyletischen Stammbaum aufgestellt. Wie unwahrscheinlich muß uns eine solche erscheinen, wenn wir von dem schon oben erörterten Gesichtspunkt ausgehen, daß nach dem ontogenetischen Kausalgesetz die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten ihrem Wesen nach ebensosehr voneinander verschieden und ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede sind, wie am Ende ihrer Ontogenese die ausgebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen!

Da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann — gibt es doch allein schon über 100000 verschiedene Käferarten — da ferner die verschiedenen Pflanzenspecies sich auch auf mehrere Hunderttausende belaufen, kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach Organisation und Anlage verschieden sind, unsere Erde bevölkert. Und diese ungeheure Zahl muß doch noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und annehmen, daß jede einzelne der heute lebenden Artzellen mit ihrer höheren Organisation allmählich aus einfacher organisierten Ahnenzellen in einer unendlich langen genealogischen Kette hervorgegangen ist, und daß überhaupt in den Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahllose Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterschieden haben, vollständig ausgestorben sind. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekannten Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere oder der Taube und des Hundes erinnert.

Wenn somit schon die „einfache Zelle" eine Form des Lebens ist, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades zuläßt, was könnte uns zu der so unwahrscheinlichen Annahme nötigen, daß unsere Erde auf einer früheren Periode der Entwicklung nur von einer einzigen Art von Zellen bevölkert gewesen sei, oder daß die schöpferische Natur bei der Urzeugung von Zellen (oder von noch einfacheren Lebensformen, aus denen erst die Zellen hervorgegangen sind) nur eine Art derselben nach einem einzigen Schema hervorzubringen vermocht habe?

Der Schluß, daß alle Organismen von einer gemeinsamen, einzelligen Ahnenform abstammen müssen, weil sie in ihrer Entwicklung zuerst das

Digitized by Google

Stadium einer Zelle durchlaufen, hat keine Beweiskraft in sich; denn er läßt die Tatsache, daß Zellen sehr verschieden sein können, unberücksichtigt. A priori hat vor der monophyletischen Hypothese die polyphyletische eine viel größere Wahrscheinlichkeit für sich. Somit würden die genealogischen Ketten der heute lebenden Organismen, wenn wir sie in die Vorzeit zurückverfolgen, von einer zwar nicht näher zu bestimmenden, wahrscheinlich aber großen Zahl von verschieden organisierten Urzellen ausgehen, die in irgendeiner Weise während einer Erdperiode oder auch zu ganz verschiedenen Erdperioden zu wiederholten Malen auf natürlichem Wege entstanden sind.

Nicht viel anders steht es mit den Schlüssen, die man aus manchen Aehnlichkeiten in der Organisation zwischen den Embryonen höherer Tiere und den ausgebildeten Endformen systematisch tiefer stehender Gruppen gezogen hat. Wenn man die Schlundspalten der Säugetierembryonen den Kiemenspalten der perennibranchiaten Amphibien und der Fische vergleicht und daraufhin ein Amphibien- und ein Fischstadium in der Säugetierentwicklung unterscheidet, so läßt sich dagegen nichts sagen, solange man die obigen Ausdrücke gewissermaßen nur metaphorisch gebrauchen und durch sie auf einen gewissen Grad von Formenübereinstimmung aufmerksam machen will. Verbindet man dagegen mit dieser Ausdrucksweise die Deszendenzhypothese, daß die Säugetiere von Amphibien und Fischen abstammen, und daß der Besitz von Kiemenspalten hierfür der Beweis sei, so lassen sich gegen diese Auffassung und diese Art der Beweisführung ähnliche Bedenken erheben, wie sie schon oben betreffs der Deduktionen aus der Gemeinsamkeit des Zellenstadiums geäußert wurden.

II. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung.

Von mehreren Naturforschern, vor allen Dingen auch von Nägeli, ist das Prinzip aufgestellt worden, daß die Veränderung der Pflanzen und Tiere keine beliebige oder richtungslose sei. „Sowie die Entwicklungsbewegung einmal im Gange ist“, bemerkt Nägeli, „so kann sie nicht stille stehen, und sie muß in ihrer Richtung beharren. Ich habe dies früher das Vervollkommnungsprinzip genannt, unter dem Vollkommeneren die zusammengesetztere Organisation verstehend. Minder Weitsichtige haben darin Mystik finden wollen. Es ist aber mechanischer Natur und stellt das Beharrungsgesetz im Gebiet der organischen Entwicklung dar. Vervollkommnung in meinem Sinne ist also nichts anderes als der Fortschritt zum komplizierteren Bau und zu größerer Teilung der Arbeit, und würde, da man im allgemeinen geneigt ist, dem Worte mehr Bedeutung zu gewähren als dem ihm zugrunde liegenden Begriff, vielleicht besser durch das unverfängliche Wort ‚Progression‘ ersetzt.“

Von darwinistischer Seite ist Nägelis „Vervollkommnungsprinzip“ oder das „Prinzip der Progression“, welches C. E. v. Baer mit einem weniger geeigneten Namen auch „Zielstrebigkeit“ genannt hat, vielfach angegriffen und als eine teleologische und nicht naturwissenschaftliche Auffassungsweise getadelt worden. Wir können dem Tadel nicht beipflichten, möchten aber, indem wir das „Prinzip der Progression“ annehmen, ihm eine etwas andere Fassung geben, als es durch Nägeli erhalten hat.

Wie O. Hertwig bei seiner Darstellung hervorgehoben hat, muß bei der kausalen Erklärung des Entwicklungsprozesses der volle Grund für

Digitized by Google

jede Erscheinung stets in dem Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren gefunden werden. In diesem Sinne bemerkte er: „Der Entwicklungsprozeß, um verstanden zu werden, muß erfaßt werden als ein kleines Stück des Naturverlaufs, das will heißen: Das Ei entwickelt sich in unmittelbarstem Zusammenhang, in steter Fühlung mit dem Naturganzen, unter Benutzung der es umgebenden Außenwelt. Stoff und Kraft treten beständig in dasselbe aus und ein.“ Daher ist es richtiger, das Prinzip der Progression auf den Verlauf des Naturprozesses, dessen organisiertes Substrat eine bestimmte Organismenart ist, anzuwenden. Bei dieser Fassung hängt die bestimmte Richtung des Verlaufes von dem Zusammenwirken innerer und äußerer Ursachen ab; doch wird auch hierbei, was Nägeli besonders im Auge hat, die Eigenart des Prozesses in überwiegendem Maße von der organisierten Substanz selbst, als dem Komplizierteren, mithin von inneren Ursachen bestimmt. — Das Verhältnis ist in dieser Beziehung ein ähnliches, wie bei einer irgendwie komplizierter gebauten Maschine, bei welcher zwar die Triebkräfte von außen geliefert werden, die Eigenart ihrer Leistung aber von inneren Ursachen, nämlich von ihrer Konstruktion, abhängt.

Das wunderbarste Beispiel eines mit Progression einhergehenden Entwicklungsprozesses ist jede Ontogenese aus dem Ei. Denn jedes Stadium ist für das nächstfolgende die Anlage, welche unaufhaltsam zu ihrer Verwirklichung drängt, sowie auch die äußeren Bedingungen, Luft Wärme, Nahrung, gewissermaßen die Betriebsmittel des Prozesses, gegeben sind. Selbst kleine Störungen können den Prozeß in seiner Progression nicht aufhalten, da sie durch vielerlei Mittel überwunden und ausgeglichen werden, so daß der Gang der Entwicklung doch immer wieder in die durch die Anlage vorgezeichnete Bahn zurückgeführt wird und seinem gesetzmäßigen Endziel entgegendrängt. Jeder organische Entwicklungsprozeß zeigt uns, wenn wir in sein Wesen tiefer einzudringen versuchen, ein außerordentlich großes „Beharrungsvermögen“.

Sollte nicht in derselben Weise, wie der vielzellige Organismus durch Epigenese aus dem Ei, auch die naturhistorische Art, wenn wir uns auf den Boden der Deszendenzlehre stellen, sich nach dem Prinzip einer steten, gesetzmäßigen Progression entwickeln, nicht als ein Spiel von Zufälligkeiten, sondern mit derselben inneren Notwendigkeit, wie bei der Ontogenese aus der Blastula die Gastrula hervorgehen muß? Während in der Ontogenese die fortschreitenden Veränderungen sich sehr rasch vollziehen, ist die Progression in der Phylogenese an sehr lange Zeiträume gebunden und erfolgt daher für unser Wahrnehmungsvermögen unmerklich. — Befunde der Paläontologie sprechen, wie von Osborn besonders hervorgehoben wird, zugunsten der Nägelischen Theorie.

Sehr lehrreiche Beispiele für Entwicklungsprozesse mit Progression bieten uns endlich mannigfache Erscheinungen in der menschlichen Gesellschaft. Die Entdeckung der Dampfmaschine ist, wie ähnliche Erfindungen, eine Ursache geworden, welche allmählich durch ihre stetige Wirkung unsere Produktionsformen von Grund aus umgeändert und an Stelle der mittelalterlichen Zünfte und Stände völlig veränderte, der maschinenmäßigen Fabrikation angepaßte Organisationen geschaffen hat. In der Kette der Veränderungen, die sich hier in hundert Jahren vollzogen haben, ist jede vorausgehende Veränderung die naturgemäße Ursache der folgenden. Ebenso ruft jede neue wichtige Erfindung auf dem Gebiete des Verkehrswesens und der Technik neue Differenzierungen, neue kompliziertere Gestaltungen in der menschlichen Gesellschaft her-

Digitized by Google

vor, Prozesse, welche sich langsam, aber stetig, nach einem Endziel gerichtet, mit Naturnotwendigkeit vollziehen.

Die menschliche Gesellschaft birgt daher in ihrer jetzigen Struktur und in ihren Beziehungen zur Natur unzählige neue Anlagen, Triebkräfte für zukünftige Gestaltungen in sich. Wie der feudale Staat aus seinem Schoß in steter Progression den modernen Staat erzeugt hat, so trägt dieser wieder die Bedingungen in sich, aus denen sich im allmählichen Wandel, nicht als ein Produkt von Zufälligkeiten, sondern nach Gesetzen sozialer Entwicklung, die nächste Stufe staatlicher Organisation gestalten wird.

Digitized by Google

DREISSIGSTES KAPITEL.

Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis.

Bei der Erklärung der Form, welche der einzelne Organismus während der Entwicklung allmählich annimmt, kommen drei Gruppen von Faktoren in Betracht:

1. die mit zahlreichen spezifischen Eigenschaften ausgestattete organisierte Substanz der Keimzelle;
2. die nicht minder zahlreichen Faktoren der Außenwelt, unter deren Einwirkung die Entwicklung der so außerordentlich reizempfindlichen Substanz vor sich geht;
3. die Korrelationen, welche sich zwischen den einzelnen Teilen des wachsenden Zellenstaates auf jeder Stufe der Entwicklung in immer größerer Zahl und Mannigfaltigkeit notwendigerweise ausbilden.

Bei konsequenter Prüfung der drei Gruppen von Faktoren wird uns selbst der große Gegensatz einigermaßen begreiflich, der zwischen pflanzlicher und tierischer Form besteht. Er läßt sich zu einem großen Teil wenigstens auf einige wenige Grundursachen, welche die ganze Gestaltung bis in ihr Innerstes bei der Entwicklung beeinflussen, zurückführen, nämlich auf die Verschiedenheit des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels und der pflanzlichen und tierischen Nahrungsaufnahme.

I. Die Formbildung bei den Pflanzen.

Die Pflanzenzelle erzeugt vermittelst des ihr eigentümlichen Chlorophyllapparates organische Substanz aus Kohlensäure, die sie aus der Luft bezieht, sowie aus Wasser und leicht diffundierenden Salzlösungen, die sie dem Meere oder dem Boden entnimmt; sie gebraucht zu ihrer chemischen Arbeit die lebendige Energie des Sonnenlichtes. Hiermit sind die Hauptbedingungen gegeben, durch welche Beschaffenheit und Anordnung der Elementarteile in einer vielzelligen Pflanze bestimmt werden.

Die Pflanzenzellen können sich infolgedessen zum Schutze des weichen Protoplasmakörpers mit einer dicken und festen Membran umhüllen, weil sie für den Durchtritt von Gasen und leicht diffundierenden Salzen kein Hindernis bietet; sie gewinnen dadurch eine größere Selbständigkeit und Abgeschlossenheit gegeneinander und werden für eine große Anzahl von Differenzierungen ungeeignet, wie für Bildung von Muskel- und Nervenfibrillen. Dagegen können tierische Zellen solche er-

Digitized by Google

zeugen, weil sie wegen ihrer mehr oder minder nackten Oberfläche teils reizempfindlicher sind, teils auch sich untereinander inniger verbinden und zuweilen auch vollkommen verschmelzen können.

Der Natur ihres Stoffwechsels entsprechend müssen sich ferner die Pflanzenzellen bei ihrer Vermehrung zu umfangreicheren Verbänden so anordnen, daß sie mit den umgebenden Medien, aus denen sie Stoff und Kraft beziehen, mit Erde und Wasser, mit Luft und Licht, in möglichst ausgedehnte Beziehung treten. Sie müssen nach außen eine große Oberfläche entwickeln. Dies geschieht, indem sie sich zu Fäden, die sich vielfach verzweigen, oder in der Fläche zu blattartigen Organen anordnen.

Um aus dem Boden Wasser und Salze aufzusaugen, verbinden sich die Zellen zu einem vielverzweigten Wurzelwerk, welches nach allen Richtungen hin die Erde mit feinen Fädchen durchsetzt.

Um Kohlensäure der Luft zu entziehen und die Einwirkung der Sonnenstrahlen zu erfahren, breitet sich in entsprechender Weise der oberirdische Pflanzenteil in einem reichen Zweigwerk dem Lichte entgegen aus und entfaltet sich zu blattartigen Organen, die ihrer Struktur gemäß mit dem Assimilationsprozeß betraut sind. Es wird daher die ganze Formbildung der Pflanzen auf Grund der oben hervorgehobenen wirksamen Faktoren eine nach außen gerichtete und äußerlich sichtbare.

Einen entsprechenden Gedankengang finden wir schon von Julius Sachs in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie in etwas anderer Weise durchgeführt, wie sich besonders aus folgenden Sätzen ersehen läßt.

„Zwischen den Eigenschaften des Chlorophylls und der gesamten äußeren und inneren Organisation der Pflanzen bestehen Beziehungen in der Art, daß man ohne Uebertreibung behaupten kann, die gesamten Gestaltungsverhältnisse im Pflanzenreich, besonders das ganz andere Aussehen der Pflanzen im Vergleich zu dem der Tiere, beruhe auf den Eigenschaften und den Wirkungen des Chlorophylls."

„Die Erfahrung lehrt, daß schon eine sehr dünne Schicht von chloropyllhaltigem Gewebe alle diejenigen Lichtstrahlen vollständig ausnutzt, welche die Assimilation bewirken. Eine dicke Schicht chlorophyllhaltigen Gewebes hat daher gar keinen Zweck, ja sie wäre eine Stoffverschwendung in der Pflanze. Dementsprechend finden wir nun, daß überall im Pflanzenreich nur sehr dünne Schichten von grünem Assimilationsgewebe zur Verwendung kommen, Schichten von ein oder einigen zehnteln Millimeter Dicke. Dagegen ist es für eine kräftige, ausgiebige Assimilation oder Erzeugung wachstumsfähiger Substanz von größtem Gewicht, daß die dünnen, grünen Gewebsschichten möglichst ausgedehnte Flächen darstellen, wenn es überhaupt zur Bildung einer kräftig wachsenden Pflanze kommen soll."

„In diesen Erwägungen", fährt Sachs fort, „liegt der Grund, daß es bei fortschreitender Vervollkommnung der Pflanzenorganisation aus ihren ersten Anfängen vor allem darauf ankommen mußte, Organe herzustellen, welche bei sehr geringer Dicke eine möglichst große Fläche chlorophyllhaltigen Gewebes besitzen. Bei niederen Algen wird dies dadurch erreicht, daß sie die Form harrdünner, langer Fäden oder aber sehr dünner, flacher Lamellen, annehmen, so daß in beiden Fällen das Körpervolumen im Verhältnis zu seiner Fläche ein sehr geringes bleibt."

„Allein viel vollkommener wird der genannte Zweck erreicht, wenn sich die Sprosse in Blätter und Achsenteile differenzieren, was schon häufig genüg bei Algen, ganz allgemein bei den Laubmoosen und Gefäß-

pflanzen einzutreten pflegt. Dadurch wird es dem Sproßsystem möglich, eine große Zahl chlorophyllhaltiger, dünner Lamellen in zweckmäßiger Entfernung voneinander dem Licht, als dem Ernährungsprozeß, darzubieten, und nur bei einer derartigen Differenzierung in einen Träger (Sproßachse) und aus ihm hervortretende, chlorophyllhaltige Lamellen (Blätter) schwingt sich die Vegetation überhaupt erst zu ihren höheren Organisationsstufen und ganz besonders auch zu mächtigen, das trockene Land bewohnenden Formen empor, wie sie uns in den großen Farnen, Palmen, Koniferen, Laubhölzern und dikotylen Stauden bekannt sind. Wie sonst könnte das Problem gelöst werden, eine kaum 0,2—0,3 mm dicke Schicht von Assimilationsgewebe von oft vielen Quadratmetern Fläche so auszubilden und zu tragen, daß dadurch das mächtige Assimilationsorgan entsteht, wie wir es in der tausendblättrigen Baumkrone einer Buche oder Eiche, in den wenigen, aber großen Blättern einer Banane oder Palme vorfinden."

„Die Pflanzenwelt, soweit sie durch grünes Gewebe sich selbständig ernährt, wird ganz und gar in ihrer Gesamtform von dem Prinzip beherrscht, an relativ dünnen Trägern oder Sproßachsen möglichst zahlreiche, möglichst dünne und große, grüne Flächenorgane (Blätter) zu entwickeln. Der daraus entspringende, im allgemeinen so überaus graziöse Wuchs der chlorophyllhaltigen Pflanzen wird also eben durch ihren Chlorophyllgehalt hervorgerufen, weil die Tätigkeit des Assimilationsparenchyms nur in diesem Fall zu voller Geltung kommt. Den Gegensatz bieten uns sofort die nicht-chlorophyllhaltigen Pflanzen, die Fruchtkörper der Pilze und die phanerogamen Schmarotzer und Humusbewohner. Gerade der Mangel des Chlorophylls ist es, der hier die Flächenausbreitung in Form von großen Blättern überhaupt überflüssig macht; die vorwiegend als Sproßachsen entwickelten Pflanzenkörper erscheinen daher nackt, feist, plump und ungraziös."

Während die ganze Formbildung der chlorophyllführenden Pflanzen infolge ihres eigenartigen Stoffwechsels eine nach außen gerichtete und äußerlich sichtbare wird, fehlt ihnen im Gegensatz zur tierischen Organisation eine nach innen gerichtete Differenzierung in Organe und Gewebe entweder ganz oder bleibt eine relativ beschränkte. Wo sie aber auftritt, läßt sie ganz deutlich wieder den direkten Einfluß äußerer Faktoren und die Bedeutung der Wachstumskorrelationen für die Erklärung der Pflanzenformen erkennen.

Wegen der Verschiedenheit des umgebenden Mediums erhalten die meer- und die landbewohnenden Pflanzen, einerseits die Algen, andererseits die Phanerogamen, sehr deutlich ausgeprägte Gegensätze in ihrer inneren Organisation, und zwar besonders in der Ausbildung zweier Gewebe, eines mechanischen und eines die Zirkulation vermittelnden.

Bei den Algen, deren Körper nahezu das gleiche Gewicht wie das Wasser hat, kommt es nicht zur Ausbildung besonderer mechanischer Gewebe, da die Sprosse und Blätter sich flottierend und schwebend im Wasser erhalten und ihnen die Zellulosemembranen der einzelnen Zellen eine genügende Festigkeit unter ihren Lebensbedingungen geben. Bei den Phanerogamen dagegen muß sich in demselben Maße, als sie eine beträchtlichere Größe erreichen und sich über die Erde erheben, indem sie ihre assimilierenden Chlorophyllflächen dem Lichte und der Luft entgegentragen, ein stützendes Gewebe entwickeln, mächtiger in den Hauptästen, schwächer in den Blättern, doch immerhin so, daß die dünne

Digitized by Google

Chlorophyllplatte durch ihre Nervatur wie durch feine Speichen flach ausgebreitet erhalten wird.

Derselbe Gegensatz zeigt sich in der Ausbildung eines der Zirkulation dienenden Gewebes.

Bei den Phanerogamen treten ober- und unterirdische Teile in eine innige Korrelation, in einen zu ihrer Erhaltung durchaus notwendigen Wechselverkehr. Das in der Erde sich ausbreitende Wurzelwerk muß Bodenfeuchtigkeit und in ihr gelöste Salze aufnehmen und der Blattkrone zuführen, wo Wasser in der trockenen Luft verdunstet wird und die Salze beim Stoffwechsel der Zellen gebraucht werden. Umgekehrt müssen die von den Blättern assimilierten Stoffe aus den früher erörterten Gründen zum Teil wieder zur Ernährung an das Wurzelwerk abgegeben werden, so daß beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung im Pflanzenkörper vor sich geht. Um den Säftestrom zu vermitteln, entstehen bei den Phanerogamen Leitungsröhren oder Gefäße, die meist mit den mechanischen Geweben zu Strängen vereinigt sind (Fig. 406—408).

Bei den meerbewohnenden Algen dagegen unterbleibt eine derartige Differenzierung, da es an der Vorbedingung hierzu, an einem ausgesprochenen erheblichen Stoffaustausch zwischen ober- und unterirdischen Teilen fehlt. Denn umspült vom Wasser, in welchem schon reichlich Salze gelöst sind, können die Blätter die zum Wachstum erforderlichen Stoffe gleich direkt aufnehmen. Und da auch die Wasserabgabe durch Verdunstung wegfällt, ferner ein kräftiger Befestigungsapparat in der Erde ebenfalls nicht erforderlich ist, da stärkerer Zug an den im Wasser flottierenden Gewächsen nicht ausgeübt wird, bleibt die Wurzelbildung überhaupt auf ein sehr geringes Maß beschränkt und dient nur zum Anheften an die Unterlage. Danach läßt sich auch bei den Pflanzen die innere Differenzierung in mechanische und saftleitende Gewebe, wo sie auftritt, auf ein von äußeren Faktoren beeinflußtes korrelatives Wachstum zurückführen.

II. Die Formbildung bei den Tieren.

Den absoluten Gegensatz zur pflanzlichen bildet die tierische Organisation, wie auch in der Art der Ernährung ein großer Gegensatz besteht. Denn die tierische Zelle nimmt bereits fertige organische Substanz auf; sie bleibt daher entweder nackt, so daß feste Körper direkt in ihr Protoplasma eintreten können, oder umgibt sich nur mit dünnen, von Oeffnungen durchsetzten Membranen, durch welche die schwer diffundierenden Kolloidsubstanzen in gelöstem Zustande hindurchgehen können.

Infolge des Mangels einer starren Umhüllung wird auch die mechanische Zusammenordnung der Zellen eine von der pflanzlichen verschiedene. Die weichen Zellenleiber legen sich in der Fläche dichter zusammen, treten in engere Fühlung untereinander und bilden zusammen eine Zellenlage, die auf den Embryonalstadien als Keimblatt, später als Epithellamelle bezeichnet wird und allen tierischen Gestaltungsprozessen als Ausgangspunkt und Grundlage dient.

In unmittelbarstem Zusammenhang mit der Art der Ernährung wird beim vielzelligen, tierischen Organismus die Formbildung eine nach innen gerichtete. Gleichwie die einzellebende, tierische Zelle organische Partikel direkt in ihren

Digitized by Google

Protoplasmakörper einführt und in vorübergehend gebildeten Hohlräumen, Verdauungsvakuolen, chemisch verarbeitet, so schafft sich auch der vielzellige tierische Organismus, nachdem seine Zellen am Anfang der Entwicklung zu einem Keimblatt zusammengetreten sind und gewöhnlich die Oberfläche einer Hohlkugel begrenzen, in seinem Körper einen Hohlraum, in welchem er feste organische Substanzen aufnimmt, verdaut und von ihm aus in gelöstem Zustand an die einzelnen Zellen verteilt. Die Keimblase (Fig. 475) stülpt sich an einer Stelle ihrer Oberfläche nach innen ein und wandelt sich in einen Becher um (Fig. 476), dessen nach außen kommunizierender Binnenraum, der sogenannte Urdarm, zur Nahrungsaufnahme und zur Verdauung dient.

Der tierische Körper wird dadurch vom umgebenden Medium mehr unabhängig; die Ernährung, welche für den Bestand des Organismus die Grundbedingung ist, erfolgt in absolutem Gegensatz zur Pflanze durch einen Darmraum von innen heraus. Die Gastrula ist die allen Tierstämmen gemeinsame, charakteristische Grundform.

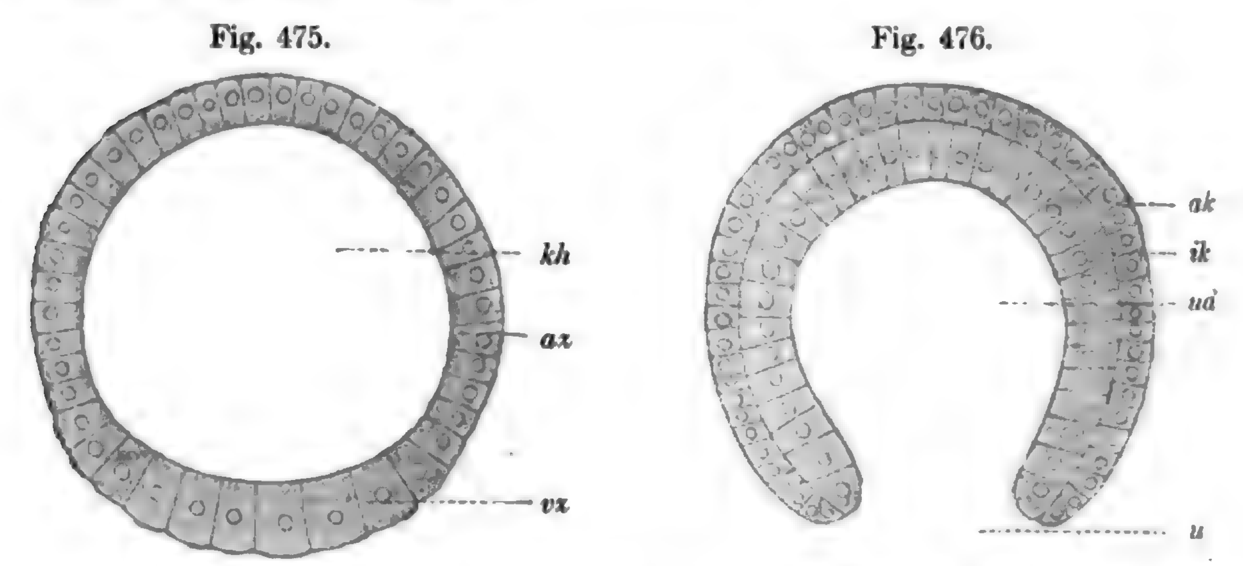


Fig. 475. **Keimblase des Amphioxus lanceolatus.** Nach HATSCHEK. *kh* Keimblasenhöhle; *ax* animale, *vx* vegetative Zellen.

Fig. 476. **Gastrula des Amphioxus lanceolatus.** Nach HATSCHEK. *ak* Aeußeres, *ik* inneres Keimblatt; *u* Urmund; *ud* Urdarm.

Nach demselben Prinzip schreitet die weitere, höhere Ausbildung der tierischen Form von den einfachen Anfängen aus in der Weise weiter fort, daß das innere Hohlraumsystem durch Bildung besonderer Flächen, die zur Abscheidung von Sekreten dienen, ferner durch Abtrennung von Leibeshöhlen, die sich weiter zerlegen können etc., ein immer komplizierteres wird. Während bei der Pflanze eine Oberflächenentwicklung nach außen, findet eine solche beim Tiere, gemäß den gegebenen Bedingungen, im Innern des Körpers statt. Die Differenzierung der Pflanze zeigt sich in äußerlich hervortretenden Organen, in Blättern, Zweigen, Blüten, Ranken. Die Differenzierung beim Tier erfolgt im Innern des Körpers verborgen, indem die inneren Flächen der Ausgangspunkt für die verschiedensten Organbildungen, für zahlreiche Drüsen, mehrere seröse Höhlen und für Gewebsdifferenzierungen, besonders der quergestreiften Muskelmassen, werden.

Durch komplizierte Aus- und Einstülpungen der primären Keimblätter beim Wachstum des Embryos wird auf einem kleinen Raum eine

Digitized by Google

außerordentlich große Oberfläche geschaffen, welche komplizierte enge Hohlräume, Röhren und Spalten begrenzt, die an Mund und After schließlich nach außen führen und so den Verkehr mit der Außenwelt unterhalten.

Mit der Bildung innerer Oberflächen wird gewissermaßen ein Teil der Außenwelt in den tierischen Körper selbst mit aufgenommen, Nahrung in den Darmkanal, Luft in die Lungen oder Tracheen, Wasser in Kiemen bei den wasserbewohnenden Tieren.

Obwohl die Tiere nach ihrem Bau in den einzelnen Stämmen erhebliche Unterschiede aufweisen, so sind die Mittel, mit denen dies erreicht wird, doch sehr einfacher Art. Immer wieder stoßen wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte dieser oder jeder Tierarten nur auf geringfügige Variationen einiger weniger allgemeiner Formbildungsgesetze. Da eine Bekanntschaft mit ihnen für ein tieferes Verständnis der Histologie und namentlich aller histogenetischen Fragen unerläßlich ist, scheint es geboten, noch etwas genauer einzugehen auf:

die Gesetze der tierischen Formbildung.

Wie oben hervorgehoben, läßt sich nach der grundlegenden Gasträatheorie von Kowalevsky, Haeckel und Lankester als die gemeinsame Grundform aller Tiere die Gastrula bezeichnen (Fig. 476). Ihr durch Einstülpung entstandener Hohlraum oder der Urdarm wird von zwei Epithellamellen begrenzt, dem eingestülpten und dem nicht eingestülpten Teil der Keimblase. Dieselben haben sich entweder unmittelbar aneinandergelegt oder werden noch durch einen mehr oder minder großen Zwischenraum, einen Rest von der Keimblasenhöhle oder dem Blastocöl getrennt. Die beiden Epithellager der Darmlarve heißen in der Entwicklungsgeschichte die primären Keimblätter und werden ihrer Lage nach als äußeres (*ak*) und inneres (*ik*) unterschieden (Ektoblast oder Hautsinnesblatt, Entoblast oder Darmdrüsenblatt). Sie sind außerordentlich bedeutungsvolle Gebilde, gewissermaßen die beiden embryonalen Primitivorgane des tierischen Körpers. Denn eine der Hauptaufgaben der Embryologie besteht darin, nachzuweisen, von welchem der beiden Blätter und in welcher Weise die einzelnen Organe und Gewebe aus ihnen ihren Ursprung nehmen.

Veränderungen an den beiden primären Keimblättern können durch drei in ihrem Wesen verschiedene Prozesse hervorgerufen werden: 1) durch Vermehrung der Elementarteile, also durch Wachstumsvorgänge innerhalb der Epithelmembran; 2) durch Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband, und 3) durch verschiedenartige Differenzierung der einzelnen Zellen infolge von Arbeitsteilung.

1. Ungleiches Wachstum einer Epithelmembran.

Fassen wir zunächst den Prozeß des Wachstums einer Epithelmembran näher in das Auge. Wenn ihre einzelnen Elementarteile sich gleichmäßig durch Teilung vermehren, so wird entweder eine Verdickung der Membran oder eine Größenzunahme in der Fläche oder beides die Folge davon sein. Das erste tritt ein, wenn die Teilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das zweite, wenn sie vertikal zu ihr stehen, das dritte, wenn die Teilungen in immer abwechselnder Richtung erfolgen. Bei der Größenzunahme in der Fläche

Digitized by Google

werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmäßig und allmählich auseinandergedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, daß ein solches Wachstum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes entstehen, als eine nur immer größer und dicker werdende Hohlkugel von Zellen oder eine sich vergrößernde Blastula.

Neue Formen können nur durch ungleichartiges Wachstum in das Leben gerufen werden. Wenn in der Mitte einer Epithelmembran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch vertikale Ebenen teilt, so wird sie plötzlich eine viel größere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird infolgedessen einen energischen Wachstumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinanderzudrängen versuchen. In diesem Fall aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen wie beim langsamen und gleichmäßig verteilten interstitiellen Wachstum nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie sich His ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Teil bilden, der infolge beschleunigten Wachstums eine größere Oberfläche für sich beansprucht.

Die in Wucherung begriffene Strecke der Epithelmembran muß sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und ihre Oberfläche dadurch vergrößern, daß sie aus dem Niveau des passiven Teils nach der einen oder der anderen Richtung heraustritt und einen Fortsatz oder eine Falte hervorruft. Beide werden sich noch weiter vergrößern und über das ursprüngliche Niveau erheben, wenn die lebhafteren Zellteilungen in ihnen andauern. Auf solche Weise ist aus der ursprünglich gleichartigen Epithelmembran durch ungleiches Wachstum ein neuer, für sich unterscheidbarer Teil oder ein besonderes Organ entstanden.

An den Epithelmembranen, die zur Begrenzung eines Körpers dienen, wie bei der Keimblase und bei der Gastrula, kann man zwei verschiedene Flächen unterscheiden, eine an die umgebenden Medien angrenzende oder freie Fläche und eine von ihnen abgewandte oder basale. Bei der Keimblase ist die basale Fläche nach der Keimblasenhöhle (Blastocöl), bei der Gastrula entweder nach dem Zwischenraum gerichtet, der die beiden Keimblätter noch trennt, oder, wenn ein solcher ganz geschwunden ist, nach der basalen Fläche des angrenzenden Blattes.

Es liegt nun auf der Hand, daß die Falten und Fortsätze sich in einer doppelten Weise bilden können. Entweder erheben sie sich über die freie Fläche der Membran und entwickeln sich in die den Körper begrenzenden Medien hinein, oder sie treten an der Basalfläche hervor in die zwischen der Epithelbegrenzung des Körpers gelegenen Zwischenräume. Im ersten Fall spricht man von einer Ausstülpung, im zweiten Fall von einer Einstülpung oder Einfaltung (Invagination) der Membran. Durch Einstülpung nimmt z. B. die Becherlarve aus der Keimblase ihren Ursprung.

Ausstülpungen und Einstülpungen, welche an der Epithelmembran der Keimblase in mannigfacher Weise variiert nacheinander auftreten, sind die einfachen Mittel, mit welchen die Natur die verschiedenen Tiertypen mit ihren zahlreichen Organen in das Leben gerufen hat. Am deutlichsten läßt sich dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Tiere erkennen. Doch zeigt auch die anatomische Zergliederung vieler ausgebildeter Tiere, namentlich der Cölenteraten und

Digitized by Google

Würmer, daß ihr Körper schließlich nichts anderes ist als ein System ineinander geschachtelter Epithellamellen, die in ihren einzelnen Abschnitten eine ungleiche histologische Differenzierung erfahren haben.

Um von diesen wichtigen Vorgängen eine klarere Vorstellung zu gewinnen, sollen einige Beispiele das theoretisch Entwickelte weiter veranschaulichen und zugleich eine Grundlage für spätere histogenetische Betrachtungen schaffen.

Der Körper der Cölenteraten läßt sich im allgemeinen auf zwei Epithellamellen, Ektoderm und Entoderm, die aus den primären Keimblättern hervorgegangen sind, und auf die Grundform eines Bechers zurückführen. Hiervon läßt sich leicht einerseits die typische Form der Hydroidpolypen und andererseits der Korallenpolypen ableiten. Beim Hydroidpolypen entstehen in einiger Entfernung und im Umkreis der Mundöffnung zahlreiche schlauchförmige Ausstülpungen, die Tentakeln, Organe zum Einfangen der Nahrung. Für Aktinien und Anthozoen (Fig. 477) ist charakteristisch, daß das Darmdrüsenblatt zahlreiche Falten bildet, die Septen, durch welche der Urdarm in einen zentralen Hohlraum und viele mit ihm seitlich zusammenhängende Taschen oder Kammern gegliedert wird, deren Zahl sich zuweilen auf mehr als 1000 belaufen kann.

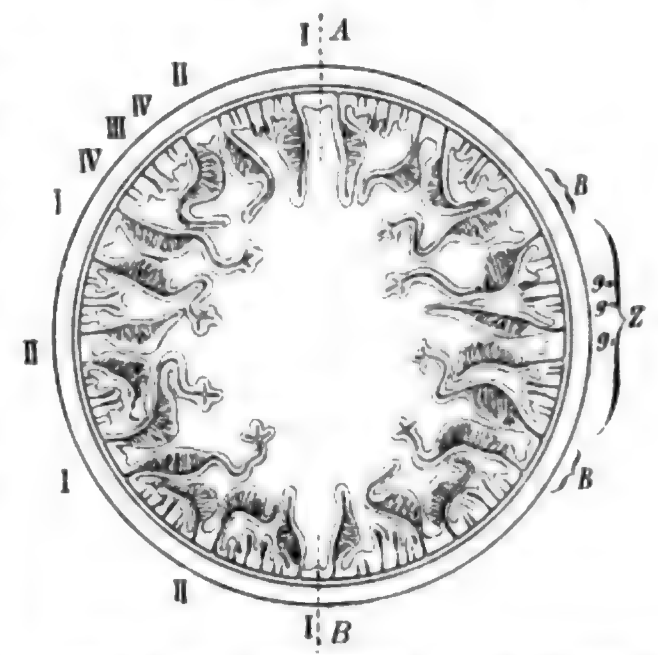


Fig. 477. **Querschnitt einer Aktinie (Adamsea diaphana) unterhalb des Schlundrohres.** Nach Hertwig. *A B* Richtungsfächer, zugleich Enden der Sagittalachse, welche die eine Symmetrieebene des Körpers bezeichnet, während die zweite dazu senkrecht steht. *I—IV* Zyklen der Septenpaare I.—IV. Ordnung; *A* Binnenfach I. Ordnung; *Z* Zwischenfach I. Ordnung, in welchem neu angelegt sind Septenpaare und Binnenfächer II., III., IV. Ordnung (g', g'', g''').

Eine große Anzahl von Tierklassen, einzelne Abteilungen der Würmer, ferner die Brachiopoden, die Echinodermen, die Wirbeltiere und wohl noch andere, lassen sich auf eine Grundform zurückführen, die man als Cölomlarve bezeichnen kann (Fig. 478 A, B, Fig. 479 und 480). Sie ist aus der Becherlarve in der Weise entstanden, daß durch Faltungen des Darmdrüsenblattes der Urdarm in drei Räume zerlegt worden ist, in einen mittleren Raum, den sekundären Darmkanal, und in die beiden ihn seitlich umgebenden Leibessäcke (Fig. 478 A, B *lh* und Fig. 479, 480 *lh*). Bei allen Tieren, bei denen dies geschieht, wird gleich in den Anfangsstadien der Entwicklung die Zahl der beiden primitiven Epithelblätter um ein drittes vermehrt, das von ihnen als mittleres Keimblatt (Mesoderm) zu unterscheiden ist und sich zwischen sie trennend hineinschiebt. Auf Grund dessen kann man die Tiere in zwei- und dreiblätterige Formen einteilen, von denen die einen im allgemeinen einfacher, die anderen komplizierter gebaut sind.

Die drei Keimblätter dienen zur Begrenzung von drei verschiedenen Oberflächen. Das äußere Keimblatt begrenzt die Hautoberfläche des

Körpers, das sekundäre innere Keimblatt den durch Einstülpung entstandenen, verdauenden Hohlraum und das mittlere Keimblatt die durch weitere Einfaltungen vom Urdarm nachträglich abgesonderten Leibeshöhlen.

Wie die Grundformen der tierischen Organisation (Becher- und Cölomlarve) durch Aus- und Einstülpungen einer primären Epithelmembran entstanden sind, so lassen sich weiter auch fast alle einzelnen Organe durch den gleichen Prozeß von den grundlegenden zwei resp. drei Keimblättern ableiten: die zahlreichen Drüsen, viele Sinnesorgane, das Zentralnervensystem etc.

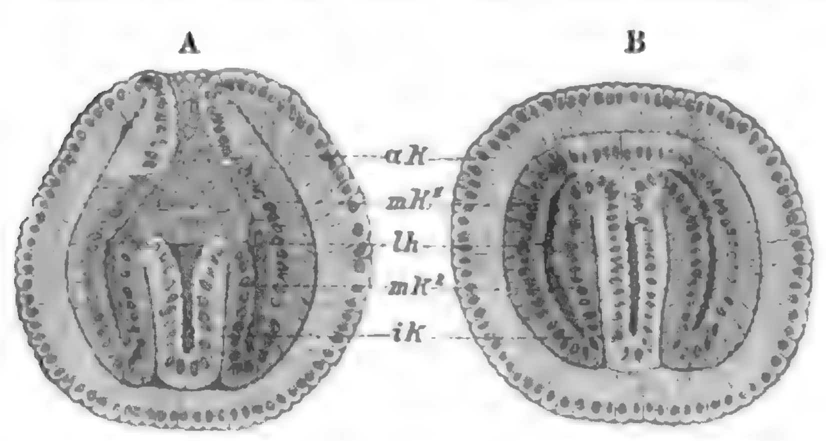


Fig. 478 A und B. **Bildung des mittleren Keimblattes und des Cöloms von Sagitta.** Nach HERTWIG. A Vom Grunde der Gastrula erheben sich zwei Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die Cölomdivertikel abteilen. B Die Sonderung durch Vordringen der Falten fast beendet. *aK* Aeußeres, *mK* mittleres, *iK* inneres Keimblatt; *mK*¹ Hautfaserblatt; *mK*² Darmfaserblatt; *lh* Leibeshöhle.

Bei der **Entstehung von Drüsen** (Fig. 481) wuchert ein kleiner, umschriebener Bezirk der Epithelmembran des äußeren, inneren oder mittleren Keimblattes und stülpt sich als ein Hohlzylinder in das unterliegende Gewebe hinein. Hierbei geht er **entweder in die tubulöse oder in die alveoläre Drüsenform über.** Besitzt der Drüsenschlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmäßige Dimensionen (Fig. 481, *1*), so erhalten wir die einfache tubulöse oder röhrenförmige Drüse (die Schweißdrüsen der Haut, LIEBERKÜHNschen Drüsen des Darms). Von ihr unterscheidet sich die alveoläre Drüsenform dadurch, daß der ein-

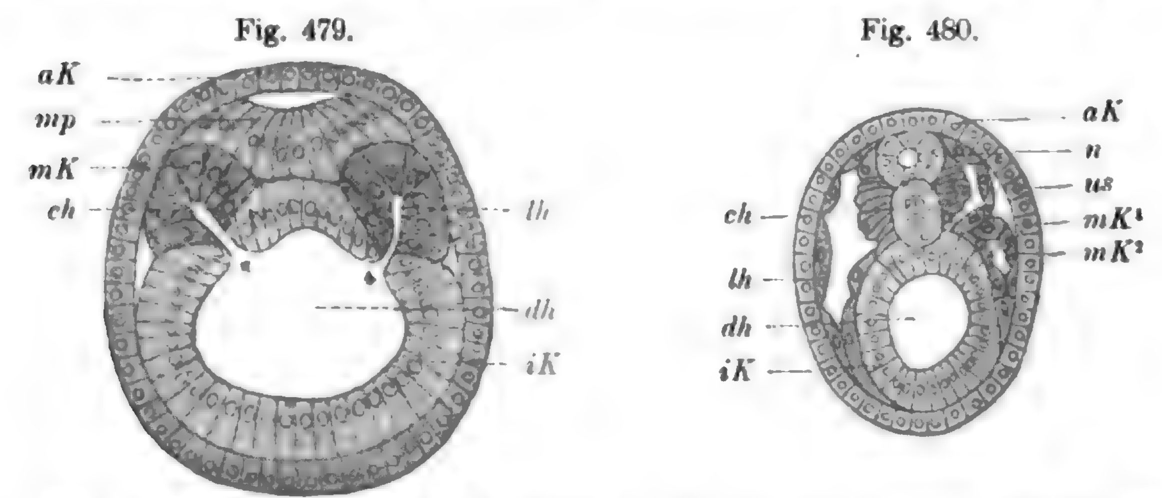


Fig. 479. **Querschnitt durch einen Amphioxusembryo, an welchem die Epithellamelle des Urdarms sich sondert in das Epithel des bleibenden Darms und das Epithel des mittleren Keimblattes (Cölomsack).** Nach HATSCHEK.

Fig. 480. **Querschnitt durch einen älteren Amphioxusembryo, an dem sich bleibender Darm und mittleres Keimblatt ganz voneinander getrennt haben.** Nach HATSCHEK. *aK* Aeußeres, *iK* inneres, *mK* mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte; *ch* Chorda; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *n* Nervenrohr; *us* Ursegment.

Digitized by Google

gestülpte Schlauch nicht gleichmäßig weiter wächst, sondern sich an seinem Ende etwas ausweitet (Fig. 481, *5*), während der Anfangsteil eng und röhrenförmig bleibt und als Ausführungsgang dient.

Aus dem einfachen Drüsenschlauch bilden sich zusammengesetztere Formen, wenn an ihm sich derselbe Prozeß, welchem er seine Entstehung verdankt, wiederholt, wenn an einer kleinen Stelle abermals ein lebhafteres Wachstum stattfindet und eine Partie sich wieder als Seitenschlauch vom Hauptschlauch abzusetzen beginnt. Durch vielfache Wiederholung solcher Ausstülpungen kann die ursprüngliche einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten Baumes (Fig. 481 *2* und *6*) gewinnen, an welchem wir den zuerst gebildeten Teil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervorgewachsenen Teile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechenden Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden.

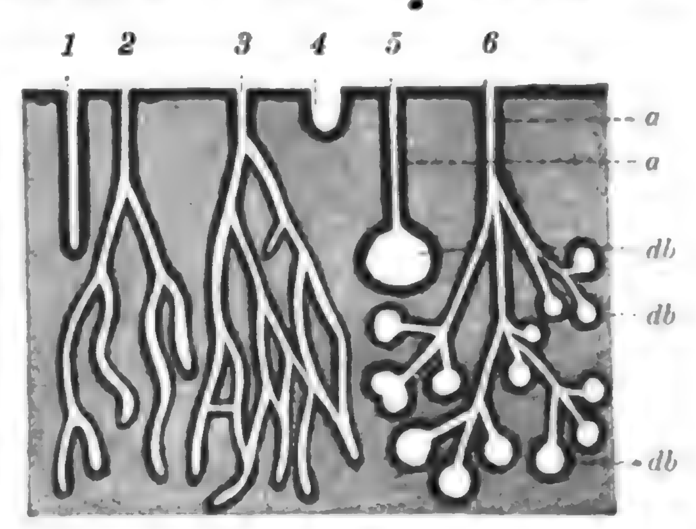


Fig. 481. **Schema der Drüsenbildung.** Nach HERTWIG. *1* Einfache tubulöse Drüse; *2* verzweigte tubulöse Drüse; *3* verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmiger Verbindung; *4* und *5* einfache alveoläre Drüse; *a* Ausführgang; *db* Drüsenbläschen; *6* verzweigte alveoläre Drüse.

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Teil einer ursprünglich glatt ausgebreiteten Epithelmembran bei der Bildung von Sinnesorganen und vom Zentralnervensystem an. Beim Gehörorgan z. B. (Fig. 482) entwickelt sich der die Nervenendigung tragende Teil

Fig. 482.

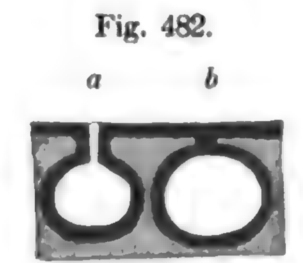
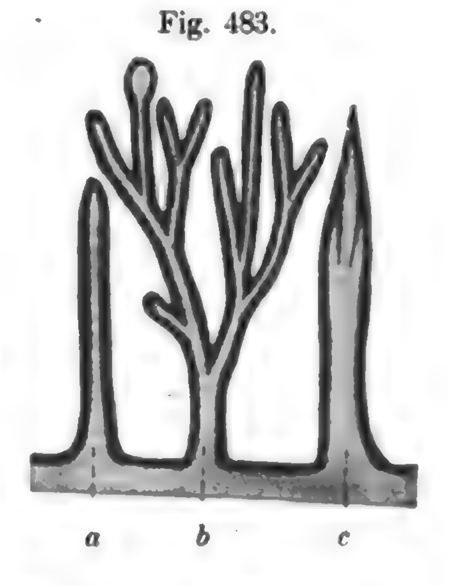


Fig. 483.



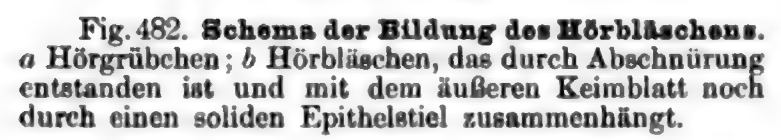


Fig. 482. **Schema der Bildung des Hörbläschens.** *a* Hörgrübchen; *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äußeren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Fig. 483. **Schema der Papillen- und Zottenbildung.** *a* Einfache Papille; *b* verästelte Papille oder Zottenbüschel; *c* einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in drei Spitzen ausläuft.

oder das häutige Labyrinth aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die sich zu einem Hörgrübchen (*a*) einsenkt. Indem seine Ränder hierauf einander entgegenwachsen, bildet sich das Grübchen mehr und mehr in ein Säckchen (*b*) um; und dieses liefert schließlich durch ungleiches Wachstum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und ver-

Digitized by Google

schieden geformte Ausstülpungen eine so außerordentlich komplizierte Gestalt, daß es den Namen des häutigen „Labyrinths“ mit Fug und Recht erhalten hat. — Gehirn und Rückenmark entwickeln sich aus einem verdickten Streifen des äußeren Keimblatts, aus der Medullarplatte. Die Medullarplatte faltet sich zu einer Rinne ein und schließt sich darauf zum Nervenrohr, indem die zur Begrenzung der Rinne dienenden Falten sich mit ihren Rändern zusammenlegen und verwachsen.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des tierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprozeß beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach außen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, welche ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 481).

Durch Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*) oder im Dünndarm die feinen Zotten (*a*), welche, sehr dicht aneinandergelagert, eine sammtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüsenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickeln sich hier und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel (*b*), indem lokale Wucherungen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen. Beispiele liefern die äußeren Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder die durch noch reichere Verzweigung ausgezeichneten Chorionzotten der Säugetiere.

Wenn die Wucherung in der Epithelmembran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rand nach außen gerichtete Kämme oder Falten, wie am Dünndarm die KERKRINGschen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband.

Ein zweiter wichtiger Prozeß, welcher in hohem Grade dazu beiträgt, die tierische Organisation immer komplizierter zu gestalten, ist das Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband. Die ausgeschiedenen Teile kommen in die Zwischenräume zu liegen, welche bei den Faltungsprozessen zwischen den basalen Flächen der drei Keimblätter übrig bleiben und Reste der ursprünglichen Keimblasenhöhle (des Blastocöls) sind.

Durch Ausscheiden einzelner Zellen wird eine Gewebsform gebildet, welche zum Epithel in einem scharf ausgesprochenen, histologischen Gegensatz steht und als Mesenchymgewebe von OSCAR und RICHARD HERTWIG bezeichnet worden ist. Bei niederen Tieren wird von den Keimblättern in den zwischen ihnen gelegenen Raum zuerst eine gallertartige Grundsubstanz ausgeschieden (Fig. 484 A, *sc*). In sie wandern dann aus dem Epithel einzelne Zellen ein, indem sie amöboide Fortsätze ausstrecken (Fig. 484 B, *ms*).

Je nach den einzelnen Tierklassen scheinen die Mesenchymkeime entweder vom äußeren oder vom inneren oder vom mittleren Keimblatt abzustammen. Bei den Wirbeltieren ist das letztere der Fall. Die Gallerte wächst durch Vermehrung der in sie einge-

wanderten Elemente von einer bestimmten Zeit an ganz unabhängig vom Epithel für sich weiter, dringt in alle Lücken hinein, welche bei den Ein- und Ausstülpungen der Keimblätter hervorgerufen werden, und gibt so ein verbindendes und stützendes Gerüst ab, welchem die Epithelschichten aufgelagert sind. Dabei wird das Mesenchymgewebe in der Tierreihe der Sitz mannigfacher höherer Differenzierungsprozesse. Denn es kann sich das ursprüngliche Gallertgewebe in faseriges Bindegewebe, in Knorpel- und Knochengewebe etc. umwandeln.

Aber auch größere Zellkomplexe können während der Entwicklung aus ihrem epithelialen Mutterboden ausscheiden und ringsum von Mesenchymgewebe eingeschlossen werden. Es ist dies bei allen denjenigen Organen der Fall, welche sich zwar durch Einstülpung aus dem Epithel entwickeln, in ihrer Funktion aber nicht auf einen bleibenden Zusammenhang mit der freien Epitheloberfläche angewiesen sind, wie es z. B. bei

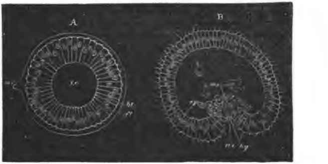


Fig. 484. **Zwei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa im optischen Querschnitt.** Nach Selenka. A Keimblase am Ende der Furchung. B Gastrulastadium. *mr* Mikropyle; *fl* Chorion; *s.c* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird; *bl* Keimblatt (B Blastoderm); *ep* äußeres, *hy* inneres Keimblatt; *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen; *a.e* Urdarm.

den absondernden Drüsen notwendig ist. So löst sich meist das Hörbläschen von seinem Mutterboden ab und nimmt, ringsum von Mesenchymgewebe umschlossen, eine geschütztere Lage in der Tiefe des Körpers ein, da Schallwellen auch durch das zwischenliegende Gewebe zu den akustischen Endapparaten fortgepflanzt werden. In derselben Weise trennt sich das Nervenrohr vom äußeren Keimblatt, lösen sich Nerven, quergestreiftes Muskelgewebe, follikuläre Drüsen und manche andere Organe von ihren Ursprungsbezirken in den grundlegenden Epithelmembranen ab und umgeben sich allseitig mit Mesenchymgewebe.

Bei den höheren Tieren füllen sich daher die Zwischenräume zwischen den Epithellamellen, welche einerseits die Oberfläche des Körpers begrenzen, andererseits die großen Hohlräume in seinem Inneren, die Darm- und die Leibeshöhle, auskleiden, mit den verschiedenartigsten Differenzierungsprodukten an, mit Geweben und Organen, die von dieser oder jener Epithelschicht (von dem äußeren, inneren oder mittleren Keimblatt) entweder durch Aus-

Digitized by Google

wanderung von Zellen oder durch Abschnürung eingefalteter Epithelbezirke entstanden sind.

3. Verschiedenartige Differenzierung der Zellen infolge von Arbeitsteilung.

Im Laufe der embryonalen Entwicklung sondern sich aus dem Zellenmaterial, welches der Teilungsprozeß geliefert hat, auf den oben angegebenen Wegen größere und kleinere Formkomplexe, die primären Organanlagen. Anfangs fehlt ihnen gewöhnlich noch ein ausgesprochener histologischer Charakter. Er tritt erst allmählich auf späteren Stadien des Entwicklungsprozesses hervor und gewöhnlich um so später, je komplizierter die Organisation der Tierarten ist und je längere Zeit sie zu ihrer Herstellung in Anspruch nimmt. Besonders spät macht sich daher die histologische Differenzierung in der Entwicklung der Wirbeltiere bemerkbar.

Erst durch die histologische Sonderung, von deren allgemeinen Erscheinungen schon im 17. Kapitel gehandelt wurde, erhalten die embryonalen Organanlagen die Struktur, an welcher sich ihre Bestimmung für eine besondere Funktion erkennen läßt. Sie werden also nicht als schon funktionierende und mit der Funktion sich vervollkommnende Werkzeuge des Organismus angelegt, sondern als Teile, die nur im voraus für eine später einsetzende Funktion berechnet sind. Mit Recht bezeichnet man solche als Organanlagen. Um zu Organen von bestimmter Funktion zu werden, muß sich zur morphologischen noch die histologische Sonderung hinzugesellen, die einem vorgerückten Stadium der Ontogenese in der Regel angehört.

Das Problem, welches darin liegt, daß Organe ohne Funktion und ohne funktionelle Struktur embryonal angelegt werden, wurde schon im 27. Kapitel berührt und mit dem Problem der Vererbung, auf welches hiermit verwiesen wird, in Zusammenhang gebracht.

Digitized by Google

EINUNDDREISSIGSTES KAPITEL.

Kurze Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie.

Auf den vorausgegangenen Seiten der allgemeinen Biologie wurden viele Fragen berührt und bald kürzer, bald eingehender behandelt, um deren Beantwortung sich der Scharfsinn vieler Forscher schon seit langen Zeiten bemüht hat. Die Schwierigkeit ihrer Beantwortung läßt sich auf das deutlichste besonders daran erkennen, daß bis zur Gegenwart die Ansichten der bewährtesten Forscher oft sehr weit auseinandergehen. Noch machen sich unversöhnbare Gegensätze zwischen vielen der von ihnen aufgestellten Hypothesen und Theorien bemerkbar, die bestimmt sind, die Erscheinungen und Prozesse der Entwicklung unserem Verständnis näher zu bringen.

So interessant nun auch am Ende des zurückgelegten Weges eine historisch-kritische Behandlung der wichtigsten Fragen noch sein würde, so verzichten wir doch auf die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorien der Vergangenheit und Gegenwart noch einmal im Zusammenhang einzugehen. Den Leser, welcher sich hierfür interessiert, verweisen wir auf die kurze geschichtliche Darstellung, welche in der vierten Auflage dieses Buches (p. 734—755) gegeben worden ist. In der neuen Auflage haben wir diesen Abschnitt weggelassen, um die wichtigsten neueren Errungenschaften auf einzelnen Gebieten der Biologie in Nachträgen einflechten zu können, ohne den Umfang des Lehrbuches dadurch weiter zu steigern.

Noch genauere Auskunft von der historischen Entwicklung einzelner Fragen und Entdeckungen geben die Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre von Oscar Hertwig, besonders aber sein 1916 herausgegebenes und heute bereits in zweiter Auflage (1918) erschienenes Werk: „Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung."

In diesem Buch hat sich O. Hertwig bei verschiedenen Gelegenheiten mit der Geschichte der Biologie und ihrer wichtigsten Theorien beschäftigt, so im I. und II. Kapitel mit der Geschichte der alten Zeugungstheorien der Präformation, der Panspermie und der Epigenesis, sowie mit der Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben; endlich im XII. bis XV. Kapitel hat er historisch und kritisch die berühmtesten Vererbungstheorien, die Hypothese der Pangenesis von Darwin und des Keimplasma von Weismann, ferner den Lamarckismus und Darwinismus, die Intraselektion oder den Kampf der Teile im Organismus ausführlich besprochen.

Dagegen wollen wir zum Schluß noch kurz sowohl auf die hauptsächlichen Grundlagen der Theorie der Biogenesis eingehen, als auch eine knappe Zusammenfassung ihrer Hauptgesichtspunkte geben.

I. Die Grundlagen der Biogenesis.

Die Biogenesistheorie geht vom Boden des allgemeinen Kausalgesetzes aus. Sie nimmt daher auch, abgesehen von den zahlreichen Tatsachen, die sich zu einem empirischen Beweismaterial zusammenstellen lassen, den Grundsatz an, daß, ebenso wie die unorganischen Körper durch äußere Faktoren fortwährend verändert werden, auch die Organismen sich dem umgestaltenden Einfluß der Außenwelt nicht entziehen können.

Die erste Grundlage der Biogenesistheorie ist daher der Lamarckismus oder, wie sich Nägeli ausdrückt, die „Theorie der bestimmten und direkten Bewirkung".

Nach dem Kausalgesetz müssen ferner auch die Teile innerhalb eines Organismus sich gegenseitig bestimmen und einen umändernden Einfluß aufeinander ausüben, was sich außer philosophischen Gründen ebenfalls wieder durch ein reichliches Beobachtungsmaterial erhärten läßt. Es ist daher konsequent, anzunehmen, daß Veränderungen, die der Organismus als Ganzes unter dem Einfluß der Außenwelt erfährt, auch indirekt Veränderungen in den das Ganze aufbauenden Teilen, zu denen selbstverständlicherweise auch die Zellen und unter ihnen die Keimzellen gehören, nach dem Kausalgesetz hervorrufen.

Eine zweite Grundlage der Biogenesistheorie ist mithin die Lehre von der Vererbung oder der Uebertragbarkeit erworbener Eigenschaften durch die Keimzellen auf die Nachkommen.

Die Entwicklung der Organismenwelt besteht daher aus kontinuierlichen, bestimmt gerichteten Prozessen, welche sich aus den Einwirkungen der Außenwelt (äußeren Ursachen) auf kompliziert beschaffene, organische Substrate (innere Ursachen, Anlagen) ergeben. Folglich nimmt die Biogenesistheorie die Lehre von der Kontinuität des Entwicklungsprozesses und das Prinzip der Progression, d. h.: einer in bestimmter Richtung und mit einer gewissen Stetigkeit fortschreitenden Entwicklung, an. Hierbei kann die fortschreitende Entwicklung sich sowohl in Vervollkommnung, was im allgemeinen die Regel ist, als auch in einer Rückbildung von Organen und Organismen, was mehr die Ausnahme darstellt, in dem einzelnen Falle äußern.

Auf diesen drei Grundlagen, in Verbindung mit den Vorstellungen, zu welchen uns die allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle in neuerer Zeit geführt hat, ist die Theorie der Biogenesis entstanden, teils an die Lehren anderer Forscher anknüpfend, teils vielfach auch mit solchen in Widerspruch tretend und eigene Bahnen einschlagend.

II. Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenesis.

Die Zelle mit ihren Eigenschaften ist das elementare Lebewesen, sie ist als Träger des Idioplasma die von Spencer gesuchte „physiologische Einheit"; sie bringt durch ihre Vergesellschaftung die verschiedenen Arten der Pflanzen und Tiere hervor.

Da alle Organismen während ihrer Entwicklung einmal den einzelligen Zustand durchlaufen, so sind in diesem alle konstanten oder wesentlichen Merkmale, durch welche sich Art von Art unterscheidet, in ihrer einfachsten Form enthalten oder gewissermaßen auf ihren einfachsten Ausdruck gebracht. Es gibt daher überhaupt so viele voneinander grundverschiedene Arten von Zellen, als es verschiedene Arten von Pflanzen und Tieren gibt.

Digitized by Google

Worin die wesentlichen Merkmale bestehen, durch welche sich die Zellen als Repräsentanten der verschiedenen Arten voneinander unterscheiden, ist unserer direkten Wahrnehmung verborgen; nur aus logischen Gründen müssen wir annehmen, 1) daß die Zellen eine feinere, unser Erkenntnisvermögen übersteigende, micellare Organisation besitzen, vermöge welcher sie Träger der Arteigenschaften sind und welche daher für jede Organismenart eine verschiedene sein muß; 2) daß die hochorganisierte Substanz, welche die „Art" der Zelle bestimmt und von Nägeli als Idioplasma bezeichnet wird, nur einen kleinen Teil der gesamten Zellsubstanz ausmacht und nach unserer Theorie im Zellenkern eingeschlossen ist.

Die Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Individuen einer Generationsreihe oder die Kontinuität in der Entwicklung wird dadurch gewahrt, daß ein jedes Individuum immer von einer Zelle mit denselben Arteigenschaften hervorgeht. Daher kann man die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften ist und im Lebensprozeß durch das Mittelglied der Zelle von einem Individuum auf das nächste überliefert wird, auch als die Erbmasse bezeichnen.

Hiermit kommen wir zum zweiten Teil der Biognesis, zur Frage, wie aus der Zelle und ihren unsichtbaren Arteigenschaften die zusammengesetzte Organismenart oder die Individualität höherer Ordnung mit ihren sichtbaren Arteigenschaften hervorgeht.

Die Theorie der Biogenesis antwortet hierauf: durch die Vermehrung der Artzelle und den damit Hand in Hand gehenden Prozeß sozialer Vereinigung, Arbeitsteilung und Integration.

Eine physiologische Grundeigenschaft eines jeden Lebewesens ist das Vermögen, seine Art zu erhalten. Die Zelle, welche einem übergeordneten Organismus seinen Ursprung gibt, vermehrt sich durch erbgleiche Teilung in unzählige Generationen von Zellen, welche alle Träger der Arteigenschaften oder der Erbmasse sind. Der so sich vermehrende, aus artgleich organisierten Einheiten zusammengesetzte Verband nimmt bei seinem Wachstum bestimmte Formen an, welche auf jeder Stufe des Wachstums der Ausdruck sind: 1) des Einflusses zahlloser äußerer Faktoren, noch mehr aber 2) der unendlich komplizierten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden elementaren Lebenseinheiten aufeinander ausüben.

Die einzelnen Zellen, obschon der Art nach gleich als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle, geraten infolge des Wachstumsprozesses unter ungleiche Bedingungen räumlich und zeitlich.

Einmal nehmen sie in ihrem Verband verschiedene Stellungen zueinander ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden. Sie erhalten gewissermaßen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen; sie werden räumlich determiniert. Die einen werden z. B. um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert; die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in größerer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Orte. Somit geraten die artgleichen Zellen bei ihrem Zusammenwirken in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position, welche sich auf jeder Stufe des Wachstums ändert.

Die Zellen werden aber außerdem noch dadurch, daß sie der Zeit nach unter räumliche Bedingungen geraten, welche für die einzelnen

Digitized by Google

Gruppen verschieden sind, determiniert; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Die Zellen unterscheiden sich auf späteren Stadien des Entwicklungsprozesses untereinander und von früheren Zellgenerationen auch dadurch, daß sie ein Stück „besonderer Entwicklungsgeschichte" hinter sich haben, nämlich die früher durchlaufenen Zustände des Wachstumsprozesses, welche bei den einzelnen Gruppen in verschiedener Weise eingetreten sind. Zellen des äußeren Keimblattes haben andere Einwirkungen als Abkömmlinge des inneren Keimblattes erfahren. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert. In bezug hierauf sei an die schon früher (p. 732) hervorgehobene Analogie mit der Hirnsubstanz und dem Gedächtnis erinnert.

Nach der Theorie der Biogenesis wird also die Erbmasse auf unzählige Lebenseinheiten gleichmäßig verteilt und nach Regeln, die man als das Gesetz ihrer Entwicklung bezeichnen kann, unter zahlreiche verschiedene Bedingungen räumlich und zeitlich gebracht, so daß sie bei dem Zusammenwirken der Zellen sich in verschiedenen Zuständen befindet und vermöge dessen auf äußere und innere Reize in der ihrem jeweiligen Zustand entsprechenden Weise reagiert.

In diesem Prozeß werden die Anlagen, welche die Erbmasse einer Artzelle ausmachen, allmählich offenbar, und zwar offenbaren sie sich einmal darin, daß die Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen, und daß sie auf jeder Stufe eine immer bestimmter werdende Funktion und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Struktur gewinnen. Es werden durch die Bedingungen, unter welche die Zellen mit ihrer Erbmasse in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Verteilung geraten sind, mit einem Worte durch ihre Spezialentwicklungsgeschichten, die entsprechenden, in ihrem Erbteil enthaltenen Anlagen geweckt, während andere infolge der fehlenden Entwicklungsmöglichkeiten unausgebildet bleiben.

Innerhalb der Generationsreihen der Personen oder zwischen den einzelnen Ontogenien wird die Kontinuität der Entwicklung dadurch gewahrt, daß aus dem Verband der Artzellen einzelne sich ablösen und wieder den Ausgangspunkt für neue Entwicklungsprozesse abgeben.

Bei niederen Pflanzen und Tieren können alle Zellen des Verbandes diesem Zwecke dienen, bei höheren Organismen dagegen wird die Wahrung der Kontinuität des Entwicklungsprozesses immer mehr auf einzelne Zellgruppen und Zellen und schließlich allein auf die Geschlechtsprodukte beschränkt und auch bei diesen sogar nur auf eine bestimmte Periode ihres Lebens, welche wir als ihre oft rasch vorübergehende Reifezeit bezeichnen.

Die Erscheinung erklärt sich daraus, daß im Verband die meisten Zellen sich nicht in dem Zustand befinden, sich getrennt vom Ganzen erhalten zu können, so daß sie nach ihrer Abtrennung entweder unmittelbar oder bald wegen nicht entsprechender Existenzbedingungen zugrunde gehen.

Und so sehen wir gerade an dem Fall der Geschlechtsreife in sehr einleuchtender Weise, daß die Zellen, um die Kontinuität der Entwicklung zu erhalten, nicht nur Erbmasse besitzen müssen, sondern daß auch noch eine Reihe anderweiter Bedingungen, wie bei allen Naturprozessen, dazu unbedingt notwendig ist.

Digitized by Google

Literatur zum II. Hauptteil. Kapitel XIV—XXX.

Literatur Kap. XIV.

Braun, Alexander, *Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species. Abhandl. d. Berl. Akad. 1853.*
Carus, Victor, *System der tierischen Morphologie. 1853. II. Buch. 6. Kap.*
Fick, Rud., *Ueber die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1907.*
Hatschek, B., *Lehrbuch der Zoologie. p. 224. 1888.*
Henneguy, *La notion de l'individualité en biologie. 1911.*
Hertwig, Richard, *Lehrbuch der Zoologie. 1919. 12. Aufl.*
Huxley, Th., *Upon animal individuality. Proceed. of the royal institution. N. S. Vol. I. p. 184. 1855.*
Leuckart, *Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur.*
Nägeli, *Die Individualität in der Natur. Monatsschr. d. wiss. Vereins in Zürich, 1856. — Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*
Spencer, Herbert, *Prinzipien der Biologie. Bd. 1. p. 219. VI. Kap. Individualität, 1876.*

Literatur Kap. XV.

Abderhalden, Emil, *Der Artenbegriff und die Artenkonstanz auf biologisch-chemischer Grundlage. Naturw. Rundschau. 19. Jahrg. 1904.*
de Bary, *Ueber die Erscheinung der Symbiose. Straßburg 1879.*
Baur, Erwin, *Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1910. — Pfropfbastarde. Biolog. Centralbl. Bd. 30. 1910. No. 15. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911. Kap. XIII.*
Beresowsky, *Ueber die histologischen Vorgänge bei der Transplantation von Hautstücken auf Tiere einer anderen Species. Ziegl. Beitr. zur pathol. Anat. u. zur allgem. Pathol. Jena 1893.*
Bert, P., *Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Ann. des sc., sér. V. Zoologie. T. 5. 1886.*
Born, G., *Ueber Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verh. d. Anat. Ges. in Basel. 1895. — Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Med. Sektion. 1894. — Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1897.*
Brandt, *Ueber das Zusammenleben von Tieren und Algen. Verh. der Physiol. Ges. zu Berlin 1881. — Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei den Tieren. Mitteil. aus der zool. Stat. zu Neapel. Bd. 4. 1883. (Daselbst auch ausführl. Literaturber.)*
Braus, H., *Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verh. d. Anat. Ges. 1904. p. 53—66. — Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. 26. 1905. p. 433—479.*
Buder, J., *Studien an Laburnum Adami. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 5. 1911.*
Crampton, H. E., *An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 9. 1900.*

Digitized by Google

Davenport, C. B., *The transplantation of ovaries in chickens. The Journ. of Morph. Vol. 22. 1911.*

Dürken, *Das Verhalten transplantierter Beinknospen von Rana fusca und die Vertretbarkeit der Quelle des formativen Reizes. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 115. 1918.*

Friedenthal, Hans, *Ueber einen experimentellen Nachweis von Blutsverwandtschaft. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. Jahrg. 1900 u. 1905.*

v. Gärtner, *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 1849.*

Geddes, P., *On the nature and functions of the yellow cells of the Radiolarians and Coelenterates. Proc. of Roy. Soc. of Edinburgh. 1882.*

Geza Entz, *Ueber die Natur der „Chlorophyllkörperchen" niederer Tiere. Biolog. Centralbl. Bd. 1 u. 2. 1882, 1883.*

Graff, *Monographie der Turbellarien. Leipzig 1882.*

Guthrie, C. C., *Further results of transplantation of ovaries in chickens. Journ. Exp. Zool. Vol. 5. 1908.*

Hamburger, Franz, *Arteigenheit und Assimilation. Leipzig 1903.*

Harms, W., *Ueberpflanzung von Ovarien auf eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. II. Versuche an Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. 1912; Bd. 35. 1913.*

Harrison, R. G., *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63. 1904. — Experiments in transplanting limbs and their bearing upon problems of the development of nerves. Journ. of experim. Zool. Bd. 4. 1907.*

Hertwig, Oscar, und Hertwig, Richard, *Die Aktinien anatomisch und histologisch etc. untersucht. 1879. Die gelben Zellen im Körper der Aktinien. p. 89.*

Hertwig, Oscar, *Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreiche. 1883. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. 1894. p. 62. Die Erscheinungen der vegetativen Affinität.*

Joest, *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.*

Kopeć, Stefan, *Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911.*

Korschelt, E., *Regeneration und Transplantation. Jena 1907. — Regeneration und Transplantation im Tierreich. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Stuttgart. 1907.*

Landois, *Die Transfusion des Blutes. Leipzig 1875.*

Magnus, V., *Transplantation af Ovarier etc. Norsk Mag. for Laegevidenskab. Kristiania 1907.*

Meisenheimer, Joh., *Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 35. 1910.*

Meyns, R., *Transplantationen embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren, nebst einem Nachtrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froschhoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79. 1912.*

Michaelis, L., und Oppenheimer, C., *Ueber Immunität gegen Eiweißkörper. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.) Supplbd. 1902.*

Morgan, Th. H., *Regeneration. New York 1901. Ins Deutsche übertragen von M. Moszkowski. Leipzig 1907.*

Noll, Fr., *Die Pfropfbastarde von Braunvaux. Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. in Bonn. 1905.*

Nuttall, *Blood immunity and blood relationship. London 1904.*

Ollier, Leopold, *Recherches expérimentales sur la production artificielle des os au moyen de la transplantation du périoste etc. Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux. J. II. 1859. — Recherches expérimentales sur les greffes osseuses. Ebenda. T. 3. 1860.*

Ponfik, *Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Transfusion etc. Virch. Arch. Bd. 62.*

v. Recklinghausen, *Die Wiedererzeugung (Regeneration) und die Ueberpflanzung (Transplantation). Handb. d. allgem. Pathol. des Kreislaufs aus: Deutsche Chir. 1883.*

Schmitt, Adolf, *Ueber Osteoplastik in klinischer und experimenteller Beziehung. Arb. aus der chir. Klinik der Königl. Univ. Berlin.*

Schultz, W., *Verpflanzung der Eierstöcke auf fremde Species, Varietäten und Männchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910. — Gleichlauf von Verpflanzung und Kreuzung bei Froschlurchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1918.*

Schwendener, *Untersuchungen über den Flechtenthallus etc. Nägelis Beitr. zur wiss. Bot. 1860, 1862, 1868.*

Spemann, *Ueber embryonale Transplantation. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Stuttgart. 1907. — Ueber die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I—VI. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1918.*

Stahl, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 2. Leipzig 1877.*

Strasburger, E., *Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. 1909. Bd. 27.*

Trembley, *Memoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. 1744.*

Digitized by Google

Uhlenhuth, *Die Transplantation des Amphibienauges. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1912. — Die synchrone Metamorphose transplantierter Salamanderaugen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913.*

Vöchting, H., *Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Unters. zur Physiol. u. Pathol. (ausführl. Literaturverz.). Tübingen 1892.*

Wetzel, Georg, *Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.*

Winkler, Hans, *Experimentelle Herstellung eines echten Pfropfbastards. Ber. d. 80. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte in Köln. — Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 25. 1907. — Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ebenda. Bd. 26a. 1908. — Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. 1. Jahrg. Jena 1909. — Ueber die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ebenda. 2. Jahrg. 1909. — Ueber Pfropfbastarde. Ges. d. Naturf. u. Aerzte. Verh. 1911. — Untersuchuugen über Pfropfbastarde. I. Teil. Jena 1912.*

Literatur Kap. XVI.

Pflanzen.

Coulter, *Continuity of protoplasm. Bot. Gaz. Vol. 14. 1889.*

Gardiner, *On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 3. 1884. — The continuity of the protoplasm in plant tissue. Nature. Vol. 31. 1885.*

Hick, *Protoplasmic continuity of the fucaceae. Journ. of Bot. Vol. 22.*

Hilhouse, *Einige Beobachtungen über den intercellularen Zusammenhang von Protoplasten. Bot. Centralbl. 1882. p. 89.*

Kienitz Gerloff, *Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Bot. Ztg. 1881.*

Klebs, *Ueber die neuen Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Bot. Ztg. 1884. No. 29. p. 443.*

Klein, *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20. 1889.*

Kuhla, Fr., *Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Bot. Ztg. Jahrg. 58. 1900.*

Meyer, Arthur, *Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator aureus und tertius mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Bot. Ztg. 1896. — Methoden zum Nachweis von Plasmaverbindungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1897. p. 166.*

Moore, *Studies in vegetable biology. Observations on the continuity of protoplasm. Journ. of the Linnean Soc. Vol. 21. 1885. p. 595—621.*

Overton, *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Bot. Centralbl. 1889.*

Pfeffer, W., *Ueber den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Berichte d. Math.-physik. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig. 1896.*

Strasburger, E., *Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901.*

Tangl, *Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma im Pflanzenreich. Sitz.-Ber. d. Math.-physik. Klasse d. Wiener Akad. Bd. 90. Abt. 1.*

Wortmann, *Ueber die Beziehungen der Reizbewegungen wachsender Organe zu den normalen Wachstumserscheinungen. Bot. Ztg. 1889.*

Tiere.

Barfurth, *Ueber Zellbrücken glatter Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 38. 1891. — Zellücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt. Verhandl. d. Anat. Ges. Berlin. 1896. p. 23.*

Bizzozero, *Ueber den Bau geschichteter Pflasterepithelien. Moleschotts Untersuchungen. Bd. 11. 1872.*

Bohemann, *Intercellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Anat. Anz. Bd. 10. 1894.*

Bonnet, *Schlußleisten und Epithelien. Deutsche med. Wochenschr. 1895.*

Carlier, *On intercellular bridges in columnar epithelium. La Cellule. T. 11. Fasc. 2. 1896.*

Flemming, *Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anat. Hefte. Bd. 6. 1895. Heft 1.*

Garten, S., *Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1895. Heft 5 u. 6. p. 401.*

Hammar, *Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896.*
Heidenhain, Martin, *Plasma und Zelle. Handb. d. Anat. des Menschen von K. v. Bardeleben. Jena 1907.*
Klecki, Karl, *Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere. Diss. Dorpat. 1891. (Ausführliche Literaturangaben.)*
Kolossow, *Ueber die Struktur des Pleuroperitoneal- und Gefäßepithels. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42. 1893.*
Kultschitzky, *Ueber die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern untereinander. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1888. p. 572.*
Mitrophanow, *Ueber Intercellularbrücken und Intercellularlücken im Epithel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. p. 302.*
Nicolas, A., *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 8.*
Nüel et Cornil, *De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, particulièrement de celui de la cornée. Arch. de Biol. T. 10.*
Paladino, *I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule follicolari. Anat. Anz. Bd. 5. 1890. p. 254.*
Plato, Julius, *Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 48. 1896.*
Ranvier, *De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale. Journ. de Micrographie. T. 15. Ann. 1891. p. 171.*
Retzius, *Die Intercellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen. Verhandl. d. Anat. Ges. 1889.*
Schuberg, *Ueber Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. Sitz.-Ber. d. Würzburger Physiol.-med. Ges. 1891. — Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.*

Literatur Kap. XVII.

Bronn, *Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere. 1858. p. 161—409.*
de Bary, *Botanische Zeitung. 1879. p. 222.*
Haacke, *Lehrbuch der Entwicklungsmechanik. 1897.*
Haeckel, *Generelle Morphologie. Bd. 2. 1866. p. 249.*
Herbst, Kurt, *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. 14 u. 15. 1894, 1895. Mit einem ausführlichen Literaturverzeichnis.*
Hermann, *Handbuch der Physiologie. Bd. II, 1. p. 8—10; II, 2. p. 207.*
Hertwig, Oscar, *Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula, Wochenbl. f. d. akad. Welt. 1. Jahrg. 1895. Heft 2 u. 3.*
Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc. T. 1. 1857. — Introduction à la zoologie générale. Paris 1851.*
Müller, Johannes, *Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2. Coblenz 1840.*
Rauber, *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.*
Roux, Wilhelm, *Der Kampf der Teile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre. Leipzig 1881.*
Sachs, Julius, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Vorlesung 34. 1882.*
Spencer, Herbert, *Die Prinzipien der Biologie. Bd. 1 u. 2. 1876. p. 166—182.*
Whitman, *The inadequacy of the cell theory of development. Woods Holl. Biol. Lect. 1893.*

Literatur Kap. XVIII.

(Außer den schon in den vorausgegangenen Kapiteln zitierten Schriften.)

Arnold, *Ueber Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.*
Aschoff, L., *Pathologische Anatomie. Bd. 1. Allgemeine patholog. Anatomie. Jena 1909.*
Bard, *La spécificité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Archives de Physiol. T. 7. sér. 3. p. 406. Paris 1886.*
Cohnheim, *Vorlesungen über allgemeine Pathologie. Bd. 1 u. 2. 2. Aufl. 1882.*
Eberth, *Die Sarkolyse. Nach gemeinsam mit Herrn Dr. Noetzel etc. Festschr. d. Fakultät z. 200-jähr. Jubelfeier d. Universität Halle. Berlin 1894. Hirschwald.*

Digitized by Google

Flemming, *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graafscher Follikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887. — Beiträge zur Anat. und Physiologie des Bindegewebes. Ebenda. Bd. 12. 1876.*

Hansemann, *Studien über die Spezifizität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. 1893.*

Hermann, *Ueber regressive Metamorphosen des Zellkernes. Anat. Anz. Bd. 3. 1888.*

Hertwig, Oscar, und **Hertwig, Richard**, *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.*

Hertwig, Oscar, *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. p. 86—100. — Zeit- und Streitfragen. Heft I. Präformation der Epigenese. Jena 1894.*

v. **Kupffer**, *Ueber Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede. München 1896.*

Lukjanow, *Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zellen. 1891.*

Meyer, Semi, *Durchschneidungsversuche am Nervus glossopharyngeus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.*

Müller, Johannes, *Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2. VII. Buch von der Zeugung. 1840. p. 591—598.*

Noetzel, *Die Rückbildung der Gewebe im Schwanze der Froschlarve. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.*

Nussbaum, *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61. 1893. — Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1894.*

Orth, Joh., *Ueber Metaplasie. XVI. internat. med. Kongreß in Budapest. 1909.*

Pfitzner, Wilh., *Das Epithel der Conjunctiva. Eine histologische Studie. Zeitschr. f. Biol. Bd. 34. 1897. — Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. Virch. Arch. Bd. 103. 1886.*

Pflüger, *Teleologische Mechanik. Bonn.*

Remak, *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.*

Ruge, *Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. 15.*

Schridde, Herm., *Die ortsfremden Epithelgewebe des Menschen. Jena 1909. Sammlung anat. u. physiol. Vorträge u. Aufsätze. Heft 6.*

Schwendener, S., *Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1884.*

Virchow, *Reizung und Reizbarkeit. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 14. 1858. — Virch. Arch. Bd. 8. 1855. — Die Cellularpathologie. 3. Aufl. 1862. — Ueber Metaplasie. Vortrag auf etc. Virch. Arch. Bd. 97. 1884.*

Wasielewski, *Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.*

Ziegler, *Lehrbuch der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie. Jena, G. Fischer.*

Literatur Kap. XIX.

v. **Bardeleben, Karl**, *Beiträge zur Anatomie der Wirbelsäule. Jena 1874.*

Born, *Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885. — Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 1893. — Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.*

Boveri, Th., *Ueber die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris meg. Arch. f. Entw.-Mech. 1910.*

Driesch, H., *Entwicklungsmechanische Studien. IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.*

Goebel, *Einleitung in die experimentelle Biologie der Pflanzen. Fünfter Abschnitt: Polarität. Leipzig, Teubner, 1908.*

Haberlandt, *Die Sinnesorgane der Pflanzen. Leipzig 1904. — Ueber die Perzeption des geotropischen Reizes. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. 1900. — Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. 1903.*

Hanstein, J., *Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 2. 1860.*

Hegler, *Ueber den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Sitzungsber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1891. p. 638.*

Heider, *Ueber die Bedeutung der Furchung gepreßter Eier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.*

Hertwig, Oscar, *Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena, Fischers Verlag, 1884. — Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organ-*

Digitized by Google

bildung des Embryos. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Ueber einige am befruchteten Froschei durch Zentrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. in Berlin. Math.-phys. Kl. 1897. — Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 4) Ueber einige durch Zentrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1899. — Weitere Versuche über den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier. Ebenda. Bd. 63. 1904.

Hogue, M. J., *Ueber die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Eier von Ascaris meg. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910.*

Keller, *Biologische Studien. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897. No. 3.*

Kny, L., *Ueber den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 14. 1896.*

Lillie, Fr., *Polarity and bilaterality of the annelid egg. Experiments with centrifugal force. Biological Bulletin. Vol. 16. 1909.*

v. Meyer, Hermann, *Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. 1873. — Die Architektur der Spongiosa. Zehnter Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1867.*

Morgan, T. H., *Experimental studies on echinoderm eggs. Anat. Anz. Bd. 9. 1894. — Cytological studies of centrifuged eggs. The Journ. of exper. Zool. Vol. 9. 1910.*

Němec, B., *Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. 1900. — Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901.*

Pflüger, *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. 3 Abhandl. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 34. 1884.*

Potonié, Henry, *Das Skelett der Pflanzen. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge. Serie 16. 1882.*

Roux, Wilhelm, *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 1. Funktionelle Anpassung. Leipzig 1895. — Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose. 1885. — Ueber die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. — Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885.*

Sachs, Jul., *Mechanomorphose und Phylogenie. Flora. Bd. 78. 1894.*

Schultze, Oskar, *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verhandl. d. Anat. Ges. 8. Versamml.*

Schwendener, *Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. 1874.*

Sedillot, *De l'influence des fonctions sur la structure et la forme des organes. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. de Paris. T. 59. 1864. p. 539.*

Spencer, Herbert, *Die Prinzipien der Biologie. Bd. 2. 1877. p. 205—224, 274—283 etc.*

Vöchting, *Ueber die Teilbarkeit und die Wirkung innerer und äußerer Kräfte auf Organbildung in Pflanzenteilen. Pflügers Arch. Bd. 15. 1877. — Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Heft 1 u. 2. Bonn 1878 u. 1884.*

Wetzel, G., *Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat. 1898.*

Wilson, *On cleavage and mosaik work. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.*

Wolff, Julius, *Das Gesetz der Transformation bei Knochen. 1892. — Ueber die innere Architektur der Knochen. Virchows Arch. Bd. 50. 1870.*

Ziegler, H. E., *Ueber Furchung unter Pressung. Verhandl. d. Anat. Ges. 1894. — Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1895.*

Literatur Kap. XX.

Abschnitt: Licht.

Fischel, *Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.*

Flemming, *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897. p. 369 u. 690.*

Gaidukow, *Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt. Suppl. 1902.*

Gamble and Kaeble, *Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 43. 1900.*

Goebel, K., *Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora. Bd. 80. 1895. — Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. Math.-phys. Klasse d. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. 26. 1896. Heft 3.*

Digitized by Google

Keller, *Biologische Studien. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897. No. 3. — Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie. Ebenda. Bd. 13. 1893.*

Klebs, G., *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl. Bd. 13. 1893.*

de Lamartière, Géneau, *Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et en soleil. Rev. génér. de bot. 1892. No. 47 u. 48. (Zitiert nach Keller.)*

Leitgeb, *Ueber Bilateralität der Prothallien. Flora. 1879.*

Loeb, Jacques, *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pflügers Arch. Bd. 63. 1896. — Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Ebenda. 1890.*

Merrifield, *Trans. Ent. soc. London. 1898.*

Minkiewicz, *Arch. Zool. exp. et gén. sér. 4. T. 7. 1907.*

Pick, *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. Bd. 9. 1882.*

Poulton, *Philosoph. Trans. London. Vol. 178. 1888.*

Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Kap. XXXI. p. 626—655. 1882.*

Schanz, Fr., *Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 36. 1918.*

Stahl, E., *Ueber den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. Jahrg. 38. 1880. — Ueber den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 16. 1883. — Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.*

Vöchting, *Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 26. — Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Ebenda. Bd. 25. Berlin 1893.*

Abschnitt: Temperatur.

Adler, Leo, *Untersuchungen über die Entstehung der Amphibienneotenie. Pflügers Arch. Bd. 164. 1916. — Schilddrüse und Wärmeregulation. (Untersuchung an Winterschläfern.) Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. 85. 1920.*

Dareste, *Recherches expérimentales sur la production artificielle des monstruosités. 2. Aufl. Paris 1891.*

Dorfmeister, Georg, *Ueber die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitteil. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1864. — Ueber den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Ebenda. 1879, und Friedländer u. Sohn. 1880.*

Eimer, *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.*

Fischer, E., *Transmutation der Schmetterlinge infolge von Temperaturveränderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin 1895. — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Zeitschr. f. Entomologie. Bd. 6. 1901. — Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda. Bd. 7. 1902. — Lepidopterologische Experimentalforschungen (I—III). Ebenda.*

Hertwig, Oscar, *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.*

Kaestner, *Ueber künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlauf der Bebrütung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1895.*

Maupas, *Sur le déterminisme de la sexualité chez l'hydatina senta. Compt. rend. des séances de l'acad. des sc. Paris. 1891.*

Merrifield, *The colouring of Chrysophanus Phlaeas as affected by temperature. The Entomologist. December 1892 u. 1893.*

Nussbaum, *Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.*

Pfeffer, *Pflanzenphysiologie. Einfluß der Temperatur. 1. Aufl. Bd. 2. 1881. p. 122.*

Sachs, Julius, *Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 2. 1860.*

Standfuss, M., *Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenbörse. Jahrg. 16. 1899. — Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jähriger Experimente. Vortr. in der Züricher naturf. Ges. Zürich 1905. — Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena 1896.*

Tower, W. L., *An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus leptimotorsa. Washington, Published by the Carnegie Institution of Washington 1906.*

Digitized by Google

Wasmann, *Parthenogonesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. Biolog. Centralbl. Bd. 11. 1891.*

Weisman, Aug., *Studien zur Deszendenztheorie. Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.*

Abschnitt: Radium- und Röntgenstrahlen.

Aubertin et **Delamare,** *Action du radium sur le sang. Soc. biol. T. 64. 1908.*

Aubertin et **Beaujard,** *Actions des rayons X sur le sang et la moelle osseuse. Arch. d. méd. expér. T. 20. 1908.*

Bardeen, Charles Russel, *Variations in susceptibility of amphibian ova to the X-rays at different stages of development. The anatomical Record. Vol. 3. April 1909.*

Barratt u. **Arnold,** *Cell changes in the testis due to X-rays. Arch. f. Zellforschung. Bd. 7. 1911.*

Bergonié, J., und **Tribondeau,** *Etude expérimentale de l'action des rayons X sur les globules rouges du sang. Soc. biol. T. 65. 1908.*

Bohn. *Influence des rayons du radium sur les animaux en voie de croissance. Comptes rend. 1903. T. 136.*

Danysz, *De l'action pathogène des rayons et des émanations émis par le radium sur différents tissus et différents organismes. Compt. rend. de l'Acad. des sciences. T. 136. 1903. p. 1296; T. 138. 1904. p. 461.*

Grasnick, W., *Die Wirkung der Radiumstrahlen auf tierische Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 90. 1917.*

Guilleminot, M. H., *Rayons X et radiations diverses. Actions sur l'organisme. Encyclopédie scientifique. Paris 1910.*

Guyot, *Die Wirkung des Radiums auf die Gewebe. Centralbl. f. Pathol. Bd. 20. 1909.*

Hasebrock, *Ueber die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf die Entwicklung von Plusia moneta. Fortschr. d. Röntgenstrahlen. Bd. 12. 1908.*

Heinecke, *Ueber die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf Tiere. Münch. med. Wochenschr. 1913. p. 2090.*

Hertwig, Oscar, *Die Radiumstrahlen in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1900. Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XI. 1910. — Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 28. Juli 1910. Ebenda. 1910. XXXIX. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn 1911.*

Koernicke, M., *Ueber die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die pflanzlichen Gewebe und Zellen. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch. Bd. 23. 1905. p. 404. — Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Ebenda. p. 324.*

Lewy, Oscar, *Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906.*

London, E. S., *Das Radium in der Biologie und Medizin. Leipzig 1911.*

Régaud et **Dubreuil,** *Actions des rayons de Röntgen sur le testicule du lapin. I. Conservation de la puissance virile et stérilisation. Soc. biol. T. 63. 1907.*

Schaper, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Radiumemanation auf embryonale und regenerative Vorgänge. Anat. Anzeiger. Bd. 25. 1904. p. 298.*

Seldin, *Ueber die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf innere Organe und den Gesamtorganismus der Tiere. Diss. Königsberg. 1904.*

Stachowitz, *Veränderungen in der Entwicklung von Amphibienembryonen, die auf dem Stadium der Medullarplatte mit Radium bestrahlt wurden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85. 1914.*

Thies, *Wirkung der Radiumstrahlen auf verschiedene Gewebe und Organe. Mitteil. aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie. 1905.*

Ferner siehe Lit. Kap. VIII PAULA HERTWIG 1911, PERTHES 1904, sowie GÜNTHER HERTWIG Lit. Kap. XII, 1912 und Kap. XIII, 1911.

Abschnitt: Chemische Reize.

Adler, Leo, *Die Wirkungsweise des Milieus auf die Gestaltung der Organismen. Beiträge zur Lehre von der inneren Sekretion. Berl. klin. Wochenschr. 1914. No. 26.*

Babák, E., *Ueber den Einfluß der Ernährung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Zentralbl. Bd. 23. 1903.*

Barfurth, D., *Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 29. 1887.*

Bateson, *On some variations of Cardium edule apparently connected to the conditions of life. Philos. Transact. 1890.*

Born, *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881.*

Costa, *Bullet. de la soc. d'aclim. T. 8. p. 351. Zitiert nach Darwin.*

Darwin, Ch., *Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Bd. 2. Kap. 23. p. 310. 1873.*

Emery, *Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biolog. Centralbl. Bd. 14. 1894.*

Gärtner, *Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung. 1844.*

Gies, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Arsens auf den Organismus. Arch. f. exper. Path. u. Ther. Bd. 8. 1878.*

Gudernatsch, J. F., *Feeding Experiments on Tadpoles. I. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 35. 1912. II. Amer. Journ. of Anat. Bd. 15. 1914.*

Gurwitsch, *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Krötenei. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. 3. 1896.*

von Hansemann, D., *Kurze Bemerkungen über die Leydigschen Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. 1912.*

Herbst, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 11. — Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen organischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.*

Hertwig, Oscar, *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluß schwächerer und stärkerer Kochsalzlösung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895. — Experimentelle Erzeugung tierischer Mißbildungen. Festschr. f. Karl Gegenbaur. Leipzig 1896.*

Kammerer, P., *Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 25. 1908.*

Kassowitz, *Die Phosphorbehandlung der Rachitis. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 7. 1884.*

Keller, Robert, *Ueber die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897.*

Knop, W., *Ueber eine merkwürdige Umgestaltung der Infloreszenz der Maispflanze bei künstlicher Ernährung. Ber. über d. Verh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Klasse. Bd. 30. 1878.*

Koch, Gabriel, *Die indo-australische Lepidopterenfauna. 2. Aufl. Berlin 1873.*

Lesage, *Influence du bord de la mer sur structure des feuilles. Thèse de Paris 1890.*

Loeb, *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1892.*

Morgan, *The orientation of the frog's egg. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 35. No. 5. 1894.*

Noll, *Ueber den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen.*

Nussbaum, *Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.*

Pictet, A., *Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des Papillons. Mémoires de la Soc. phys., hist. nat. Genève. T. 35. 1905.*

Pouchet und Chabry, *L'eau de mer artificielle comme agent tératogénique. Journ. l'Anat. et Physiol. de Robin et Pouchet. 1889. p. 298—307.*

Romeis, B., *Der Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Regeneration bei Kaulquappen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 37. 1913. — Der Einfluß von Thyreoidea- und Thymusfütterung auf die Entwicklung der Anurenlarven. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 40. 1915. — Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretor. Organe. Zeitschr. f. d. gesamte exp. Medizin. Bd. 5. 1916.*

Sachs, *Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora. 1894.*

Schmankewitsch, *Ueber das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Mühlhausenia und dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl.-Bd.*

Schöneberg, K., *Die Samenbildung bei Enten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.*

Schulze, Eilhard Fr., *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.*

Spencer, *A rejoinder to Professor Weismann. Contemporary Review. 1893.*

Stieve, H., *Ueber experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44. 1918. — Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 45. 1919.*

Stockard, Charles, *The artificial production of a single median cyclopeaan eye in the fish embryo by means of sea water solutions of Magnesium chlorid. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 23. 1907.*

Digitized by Google

Tandler und **Gross**, *Ueber den Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911.*
Wallace, A. R., *Travels on the Amazon and the Rio Negro. p. 294. Zitiert nach Darwin.*
Wegner, *Der Einfluß des Phosphors auf den Organismus. Virch. Arch. Bd. 55. 1872.*
Ziegler und **Obolonsky**, *Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Arseniks und des Phosphors auf Leber und Nieren. Beitr. z. pathol. Anat. von Ziegler. Bd. 2. 1888.*

Literatur Kap. XXI.

Reize zusammengesetzter Art.

Darwin, Charles, *Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Bd. 1. Kap. II. p. 417; Bd. 2. 1873. p. 322—326.*
Focke, *Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881. p. 510.*
Hildebrand, *Einige Experimente und Beobachtungen 1) über den Einfluß der Unterlage auf das Pfropfreis und 2) über den direkten Einfluß des fremden Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten Frucht. Bot. Zeitung. 1869. p. 321.*
Lindemuth, *Ueber vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 7. 1878.*
Spencer, Herbert, *Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894. p. 362.*
Vöchting, *Ueber Transplantation auf Pflanzenkörper. Unters. z. Physiol. u. Path. Tübingen 1892.*
de Vries, Hugo, *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*
v. Wasielewsky, *Sporozoenkunde. Jena 1896.*
Weismann, *Das Keimplasma. Kap. 12. Zweifelhafte Vererbungserscheinungen. Jena 1892.*
Winkler, H., *Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena 1912.*

Es sei ferner noch auf folgende Schriften allgemeineren Inhalts über die Wirksamkeit äußerer Faktoren der Entwicklung verwiesen.

Darwin, *Die Entstehung der Arten. — Das Variieren der Tiere und Pflanzen.*
Driesch, *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.*
Goebel, K., *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Teubner 1908.*
Herbst, *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894; Bd. 15. 1895. Daselbst auch ausführliches Literaturverzeichnis, auch von einzelnen hier nicht aufgeführten Schriften.*
Lamarck, *Zoologische Philosophie. Uebersetzt von A. Lang. 1876.*
Roux, *Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1. Funktionelle Anpassung.*
Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. — Stoff und Form der Pflanzenorgane, Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora. Bd. 78. 1894.*

Literatur Kap. XXII.

Brachet, A., *Recherches expérimentales sur l'œuf de Rana fusca. Arch. de Biol. T. 21. 1904. — Recherches expérimentales sur l'œuf non segmenté de Rana fusca. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22. 1906. — Les idées actuelles sur la potentialité des blastomères. Ann. de la Soc. roy. Zool. de Belg. T. 42. 1907.*
Chabry, L., *Embryologie normale et tératologique des ascidies. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1887.*
Child, *Some considerations regarding so called formative substances. Biol. Bull. Vol. 9. 1906.*
Chun, Ch., *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 1. 1880. — Die Dissogenie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart. 1892.*
Conklin, G., *Organ forming substances in the eggs of ascidians. Biol. Bull. Vol. 8. 1905. — Mosaic development in ascidian eggs. Journ. of exper. Zool. Vol. 2. 1905. — Does half of an ascidian egg give rise to a whole larva? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906. — The mechanism of heredity. Science. Vol. 27. 1908.*
Crampton, *Experimental studies on gasteropod development. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — The ascidian half-embryo. Annals of the New York Acad. of sciences. Vol. 10. 1897.*

Digitized by Google

Dederer, Pauline, *Pressure experiments on the egg of Cerebratulus lacteus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910.*

Driesch, H., *Entwicklungsmechanische Studien. I—VI. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58. 1892. — III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Ebenda. Bd. 55. 1893. — Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895. — Zur Theorie der tierischen Formbildung. Biol. Centralbl. Bd. 13. 1893. — Die Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.*

Driesch und **Morgan, T. H.,** *Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.*

Fischel, Alfred, *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. Von der Entwicklung isolierter Eiteile. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6. 1897.*

Heider, Karl, *Ueber die Bedeutung der Furchung gepreßter Eier. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 5. 1897. — Das Determinationsproblem. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1900.*

Herlitzka, Amadeo, *Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895. — Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). Ebenda. Bd. 4. 1897. — Ricercha sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. Ebenda. Bd. 6. 1897.*

Hertwig, Oscar, *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulare Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. p. 86—100. — Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Jena 1894. — Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Ein Vortrag. Berlin 1892, Hirschwald. — Ueber eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raum so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf- und Schwanzende bestimmen läßt. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. Haeckel. Jena 1904. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909.*

Lillie, Fr. R., *The organisation of the egg of unio based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. Journ. and Morphol. Vol. 17. 1901. — Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. of exper. Zool. Vol. 3. 1906.*

Loeb, Jacques, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895.*

Morgan, *The formation of one embryo from two Blastulae. Studies of the „partial" Larvae of Sphaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895. — Experimental studies of the blastula and gastrula stages of Echinus. Ebenda. — The development of the frog's egg. New York, Macmillan Comp., 1897. — Half-embryos and whole-embryos from one of the first two blastomeres of the frog's egg. Anat. Anz. Bd. 10. 1895. — Experimental studies on Teleost egg. Ebenda. Bd. 8. 1893. — Experimental studies on Echinoderm egg. Ebenda. Bd. 9. 1894.*

Rabl, Karl, *Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung Leipzig 1906.*

Rauber, A., *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbeltieren. Morphol. Jahrb. Bd. 5. 1879, Bd. 2. 1880.*

Roux, Wilhelm, *Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. 1885. — Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883. — Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virch. Arch. Bd. 114. 1888. — Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. d. Anat. Ges. der 6. Vers. in Wien. 1892. — Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1893. — Ueber die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1894. — Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 2. 1895.*

Schultze, Oscar, *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelmißbildungen. Verhandl. d. Physik.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. 28. 1894. No. 2. — Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1894.*

Spemann, *Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901 und Bd. 15. 1902. — Ueber die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I—VI. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1918.*

Digitized by Google

Weismann, *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. — Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. 1893. — Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894. — Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895. — Ueber Germinalselektion. Extrait du compte rendu des séances du troisième congrès international de zoologie. Leiden 1896. — Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. 1 u. 2. Jena 1902.*

Wetzel, *Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmißbildungen von Rana fusca. Inaug.-Diss. 1896. — Ueber die Bedeutung der zirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.*

Wilson, E. B., *Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. of Morphol. Vol. 8. 1893. No. 3. — On cleavage and mosaic-work. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — Experiments on cleavage and localization in the Nemertine-egg. Ebenda. Bd. 16. 1903. — Experimental studies on germinal localization. I. The germ-regions in the egg of Dentalium. II. Experiments in the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. Journ. of exper. Zool. Vol. 1. 1904.*

Yatsu, *Experiments on the depelopment of egg-fragments in Cerebratulus. Biol. Bull. Vol. 6. 1904.*

Zoja, Raffaello, *Sulla sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse e di altri organismi. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1 u. 2. 1895.*

Literatur Kap. XXIII.

1. Korrelationen von Drüsen. Chemomorphosen.

Adler, Leo, *Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation der Hypophyse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 39. 1914.*

Baumann, *Ueber den Jodgehalt der Schilddrüsen von Menschen und Tieren. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 22. p. 1. — Ueber das Thyreojodin. Münch. med. Wochenschr. 1896. No. 14.*

Baumann und Goldmann, *Ist das Jodothyrin der lebenswichtige Bestandteil der Schilddrüse? Münch. med. Wochenschr. 1896. No. 47.*

Beresowsky, *Ueber die kompensatorische Hypertrophie der Schilddrüse. Zieglers Beiträge. Bd. 12. 1893.*

Biedl, A., *Innere Sekretion. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte Karlsruhe 1911. — Innere Sekretion. 1. u. 2. Bd. 3. Aufl. Berlin-Wien 1916.*

Blum, *Ueber Nebennierendiabetes. Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 71. 1901.*

Breisacher, *Untersuchungen über die Glandula thyreoidea. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1890.*

Berthold, *Arch. f. Anat. u. Physiol. 1849. p. 42.*

Brown-Séquard, *Compt. rend. Soc. Biol. 1891*.*

Capobianco, *La tiroidectomia nei mammiferi. La Riforma medica. 1895. p. 254.*

Chvostek, *Konstitution und Blutdrüsen. Wiener klin. Wochenschr. 1912.*

Eckard, *Ueber die kompensatorische Hypertrophie und das physiologische Wachstum der Niere. Virch. Arch. Bd. 114. 1888.*

v. Eiselsberg, *Ueber Tetanie im Anschluß an Kropfoperationen. Wien. klin. Wochenschr. 1892. No. 5.*

Ewald, *1) Versuche über die Funktion der Thyreoidea des Hundes. 2) Weitere Versuche über die Funktion der Thyreoidea. Berl. klin. Wochenschr. 1887. No. 11; 1889. No. 15.*

Ewald und Rockwell, *Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 47. 1890. p. 160.*

Forschbach, *Arb. f. experiment. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 60. 1909.*

Gley, *1) Contributions à l'étude des effets de la thyroidectomie chez le chien. p. 81, 135, 664. 2) Recherches sur la fonction de la glande thyroïde. Arch. de Physiol. 5e série. T. 4. 1892. — Recherches sur le rôle des glandules thyroïdes chez le chien. Ebenda. 5e série. T. 5. 1893. p. 766. — Bemerkungen über die Funktion der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen. Pflügers Arch. Bd. 66.*

Golgi, *Sur l'hypertrophie compensante des reins. Arch. ital. d. biol. T. 2. 1882.*

Haasler, *Ueber kompensatorische Lungenhypertrophie. Ref. Centralbl. f. allgem. Path. u. pathol. Anat. 1891. p. 809.*

Hart, C., *Ueber die sogenannte lymphatische Konstitution und ihre Beziehungen zur Thymushyperplasie. Med. Klinik. 1913.*

Hildebrandt, H., *Zur pharmakologischen Kenntnis des Thyrojodins. Berl. klin. Wochenschr. 1896. No. 37.*

Hofmeister, *Zur Frage nach den Folgezuständen der Schilddrüsenexstirpation. Deutsche med. Wochenschr. 1896. No. 22. — Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes. Beitr. zur klin. Chir. Bd. 11. 1894.*

Digitized by Google

Horsley, Viktor, *Die Funktion der Schilddrüse. Eine historisch-kritische Studie. Internat. Beitr. zur wiss. Med. Bd. 1. p. 367. Berlin 1891.*

Itami, *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 60. 1908; Bd. 62. 1909.*

Kocher, *Arch. f. klin. Chir. 1883. p. 254.*

Krehl, *Deutsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 88.*

Leichtenstern, *Deutsche med. Wochenschr. 1893. No. 49—51.*

Martinotti, *Ueber Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Funktionsfähigkeit. Centralbl. f. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 1. 1890. p. 633.*

v. **Mering, J.**, *und* **Minkowski**, *Diabetes mellitus nach Pankreasexstirpation. Arch. f. exper. Pathol. Bd. 26. 1890.*

Minkowski, *Weitere Mitteilungen über den Diabetes mellitus nach Exstirpation des Pankreas. Berl. klin. Wochenschr. 1892. p. 90.*

Morawitz, P., *Innere Sekretion. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte zu Karlsruhe 1911.*

Munk, Hermann, *Zur Lehre von der Schilddrüse. Virch. Arch. Bd. 150. 1897.*

Nothnagel, *Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen. Vortr. zum internat. med. Kongr. in Rom. Wien. med. Blätter. 1894.*

Petrone, *Du processus régénérateur sur le poumon, sur la foie et sur le rein. Arch. ital. de biol. T. 5. 1884.*

Podwyssozki, *Regeneration. Fortschritte der Medizin. 1887. — Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. Zieglers Beitr. Bd. 1 u. 2. — Die kompensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissert. Bonn 1888.*

Ponfick, *Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber. Virch. Arch. Bd. 118 u. 119. 1889—1890.*

de Quervain, Fr., *Ueber die Veränderungen des Zentralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Tiere. Inaug.-Diss. Berlin 1893. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 133. 1893.*

Ribbert, *Ueber kompensatorische Hypertrophie der Nieren. Virch. Arch. Bd. 88. — Ueber die Regeneration des Schilddrüsengewebes. Ebenda. Bd. 117. — Die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895. — Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895. — Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898.*

Ritz, *Folia haematol. Bd. 8. 1909.*

Rogowitsch, *1) Sur les effets de l'ablation du corps thyroide chez les animaux. Arch. de Physiol. 1888. p. 419. — 2) Die Veränderungen der Hypophyse nach Entfernung der Schilddrüse. Beitr. zur pathol. Anat. u. allgem. Path. v. Ziegler. Bd. 4. p. 453.*

Starling, *Die chemische Koordination der Körpertätigkeiten. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte. Stuttgart 1906.*

Stieda, *Beiträge zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. 1890.*

Störk *und* **Haberer**, *Beitrag zur Morphologie des Nebennierenmarkes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72. 1908.*

Tizzoni, *Ueber die Wirkungen der Exstirpation der Nebennieren auf Kaninchen. Zieglers Beitr. Bd. 6. 1889.*

Vassale *et* **Generali**, *Sur les effets de l'exstirpation des glandes parathyréoïdes. Arch. ital. de Biol. T. 25. 1896. p. 459; T. 26. 1896. p. 61.*

Vassale, *Centralbl. f. med. Wiss. 1891. p. 14.*

Verstraeten *et* **Vanderlinden, V.**, *Etude sur les fonctions du corps thyroïde. Mémoires de l'Acad. roy. de méd. de Belgique. T. 13. 1894.*

Weigert, *Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virch. Arch. Bd. 100.*

Ziegler, E., *Ueber die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. Festschr. für Virchow. Bd. 2. 1891.*

2. Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Ancel *und* **Bouin**, *Recherches sur les cellules interstitielles du testicule chez les mammifères. Arch. Zool. exp. et gén., T. 1. 1903. Comptes rendus de l'acad. des sciences. 1903.*

Brown-Sequard, *Expér. démontrant la puissance dynam. chez l'homme d'un liquide extrait de testicules d'animaux. Arch. de Phys. norm. et path. 1889.*

Castle, E. W., *Are horns in sheep a sex-limited character? Science. Vol. 35. 1912.*

Dewitz, J., *Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede. Zentralbl. f. Phys. Bd. 22 u. 26. 1908 u. 1912.*

Goodale, H. D., *Some results of castration in ducks. Biol. Bull. Vol. 20. 1910. — Castration in relation to the second sexual charact. of brown Leghorns. Am. Nat. Vol. 47. 1913.*

Harms, W., *Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. Jena. G. Fischer. 1914. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)*

Digitized by Google

Hertwig, R., *Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. Bd. 32. 1912.*

Kopeć, St., *Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911. — Ueber die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 43. 1913.*

Lipschütz, A., *Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. — Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44. 1918.*

Meisenheimer, J., *Ueber den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1908. — Ueber die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz. Bd. 38. 1911. — Experimentelle Studien zur Samen- und Geschlechtsdifferenzierung. Teil I. 1909 u. Teil II. 1912. — Aeußere Geschlechtsmerkmale und Gesamtorganismus in ihren gegenseitigen Beziehungen. Verh. Deutsche Zool. Gesellschaft. 1913.*

Meyns, R., *Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79. 1912.*

Morgan, Th. H., *Heredity and sex. Col. Univ. Press. New York. 1913. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)*

Nussbaum, M., *Ueber die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Pflügers Arch. Bd. 129. 1909. — Innere Sekretion und Nerveneinfluß. Anat. Anz. Bd. 29. 1906.*

Oudemans, J. Th., *Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Bd. 22. 1898.*

Poll, H., *Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsberichte d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin. 1909.*

Smith, S., *On the effect of castration on the thumb of the frog. (Rana fusca). Zool. Anz. Bd. 41. 1913.*

Steinach, E., *Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Centralbl. f. Phys. Bd. 24. 1912. — Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch. Bd. 144. 1912. — Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 42. 1917.*

Steinach, E., und **Lichtenstern, R.**, *Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münch. med. Wochenschr. 1918.*

Stieve, H., *Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 45. 1919.*

Tandler und **Gross**, *Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin, Springer, 1913. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)*

3. Blutbildung.

Bizzozero und **Salvioli**, *Beiträge zur Hämatologie. Experimentelle Untersuchungen über die lienale Hämatopoësis. Moleschotts Unters. Bd. 12. 1881. p. 595, und Centralbl. f. d. med. Wiss. Bd. 17. 1879. p. 273.*

Bizzozero, *Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890. — Arch. ital. de Biol. T. 1. 1882.*

Bizzozero et **Torre**, *De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des vertebrés. Arch. ital. de Biol. T. 4. 1883. — Ueber die Entstehung der roten Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Virchows Arch. Bd. 95. 1884.*

Dénys, *La structure de la moëlle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La cellule. T. 4. 1886.*

Eliasberg, *Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugetiere. Diss. Dorpat. 1893.*

Foà, *Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Festschr. f. Virchow. Bd. 1. 1891. p. 481.*

Freiberg, *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. Diss. Dorpat. 1892.*

Korn, H., *Ueber die Beteiligung der Milz und des Knochenmarkes an der Bildung roter Blutkörperchen bei Vögeln. Virchows Arch. Bd. 86. 1881.*

Neumann, *Arch. f. Heilk. Bd. 10. 1869. — Ueber die Entwicklung roter Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. Virchows Arch. Bd. 119. 1890. — Hämatologische Studien. Ebenda. Bd. 143. 1896.*

Rindfleisch, *Ueber Knochenmark und Blutbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.*

Digitized by Google

4. Mechanomorphosen.

Bardeleben, *Muskel und Fascie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15.*
Busacht, Thomas, *Ueber die Neubildung von glattem Muskelgewebe. (Hypertrophie und Hyperplasie, Regeneration, Neoplasie.) Zieglers Beiträge z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 4. 1889.*
Hermann, *Handbuch der Physiologie. Bd. 2. 1879. p. 202.*
Hyrthle, *Ueber den Einfluß der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. Bd. 71. 1893.*
Nothnagel, *Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Störungen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 15. 1888 und Bd. 10 u. 11. 1886.*
Roux, *Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1. Funktionelle Anpassung. 1895. Besonders Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung: 1) Struktur eines hochdifferenzierten, bindegewebigen Organs (Schwanzflosse des Delphins). 1883. 2) Ueber die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skelettmuskeln des Menschen. 1883. — Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. 1879. — Ueber die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen. 1878. — Der züchtende Kampf der Teile oder die Teilauslese im Organismus. Zugleich eine Theorie der funktionellen Anpassung. 1911.*
Stahel, Hans, *Ueber Arterienspindeln und über die Beziehung der Wanddicke der Arterie zum Blutdruck. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1886.*
Strasser, *Zur Kenntnis der funktionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. Stuttgart 1883*.*
Thürler, Louis, *Studien über die Funktion des fibrösen Gewebes. Inaug.-Diss. Zürich. 1884.*
Thoma, R., *Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäßsystems. Stuttgart 1893.*

Literatur Kap. XXIV a.

Barfurth, *Regeneration. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Mech. Bd. 1. 1891; Bd. 2—5 u. f. — Zur Regeneration der Gewebe. Mit 3 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. p. 392. — Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895. — Die Erscheinungen der Regeneration in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre. Bd. 3. 1906.*
Bier, Aug., *Beobachtungen über Regeneration beim Menschen. Deutsche med. Wochenschr. 1917. No. 23—51.*
Blumenbach, *Specimen physiol. comparat. inter animantia calidi et frigidi sanguinis. Commentationes soc. reg. scient. Gottingensis. Vol. 8. 1786.*
Bonnet, *Collection compl. des œuvres de Charles Bonnet. T. 11. Neuchâtel 1781.*
Colucci, *Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Mem. Acad. Bologna. T. 1. 1891; Zool. Jahresber. f. 1891. p. 174.*
Driesch, H., *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.*
Dugès, *Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariés. Annal. d. scienc. nat. T. 15. 1828.*
van Duyne, J., *Ueber Heteromorphose bei Planarien. Arch. f. Physiol. Bd. 64. 1896.*
Fischel, A., *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Abt. I. Heft 44. 1900. — Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15. 1903.*
Flemming, *Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.*
Fraisse, *Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren. Kassel 1885.*
Herbst, C., *Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1896 u. Bd. 9. 1899.*
Kochs, W., *Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.*
Korschelt, *Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsber. d. Gesellsch. etc. zu Marburg. 1897. — Regeneration und Transplantation. Jena 1907.*
Morgan, T. H., *Regeneration in Allobophora foetida. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897. — Some problems of regeneration. Biol. Lect. Woods Hall. Boston 1899. — The control of heteromorphosis in Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 17. 1904. — Regeneration. New York 1901. In deutscher Uebersetzung herausgegeben von Moszkowski. Leipzig 1907.*
Loeb, *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Organbildung und Wachstum. Heft 1 u. 2. 1891 u. 1892. — Bemerkung über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1896.*

Müller, Erik, *Ueber die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.*
Randolph, Harriet, *Observations and experiments on regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.*
Röthig, *Ueber Linsenregeneration. Doktordissertation Berlin. 1898.*
Samuel, *Die histogenetische Energie und Symmetrie des Gewebewachstums. Virch. Arch. Bd. 101. 1885.*
Spallanzani, *Physik. u. math. Abhandl. Leipzig 1796.*
Spemann, H., *Zur Entwicklung des Wierbeltierauges. Zool. Jahrb. Bd. 32. 1912. Siehe auch Zool. Anz. Bd. 28 u. 31. 1905 u. 1907.*
Ströbe, *Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Zieglers Beitr. Bd. 13. 1893.*
Tornier, *Ueber Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896*
Viering, *Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Virch. Arch. Bd. 125. p. 252.*
Wachs, H., *Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 39. 1914. — Ueber die Wiederherstellung des Auges nach Entfernung der Linse und der ganzen Retina. Sitzungsber. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Rostock. 1919.*
Weismann, *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. p. 124.*
Wolff, Gustav, *Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895.*

Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur über Regeneration findet sich in den oben zitierten Lehrbüchern von Morgan, Barfurth und Korschelt und in den jährlich erscheinenden Berichten von Barfurth.

Literatur Kap. XXIV b.

Braus, H., *Die Entstehung der Nervenbahnen. Verhandl. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1911. — Demonstration und Erläuterung von Deckglaskulturen lebender Embryonalzellen und Organe. Münch. med. Wochenschr. 1911.*
Burrow, Montrose, *The growth of tissues of the chick embryo outside the animal body, with special reference to the nervous system. Journ. of experim. Zool. Vol. 10. 1911.*
Carrel, Alexis, and Burrow, *Cultivation of adult tissues and organs outside of the body. Journ. of the Amer. med. association. Vol. 55. 1910. — Cultivation of Sarcome outside of the body. Second note. Ebenda. Vol. 55. 1910. — Human Sarcome cultivated outside of the body. Third note. Ebenda. Vol. 55. 1910.*
Ehrlich, P., *Experimentelle Carcinomstudien an Mäusen. Arb. aus dem Inst. f. exper. Ther. zu Frankfurt a. M. 1906.*
Goldschmidt, R., *Versuche zur Spermatogenese in vitro. Arch. f. Zellforschung. Bd. 14. 1917.*
Harrison, Ross Granville, *The development of peripheral nerve fibers in altered surroundings. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. 1910. — The outgrowth of the nerve fibre as a mode of protoplasmic movement. Journ. of exper. Zool. Vol. 9.*
Hertwig, Oscar, und Poll, H., *Zur Biologie der Mäusetumoren. Abhandl. der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1907.*
Marinesco et Minea, *Essai de culture des ganglions spinaux de mammifères in vitro. Anat. Anz. Bd. 42. 1912.*
Michaelis, L., *Experimentelle Untersuchungen über den Krebs der Mäuse. Med. Klinik. 1905.*
Oppel, A., *Ueber die Kultur von Säugetiergeweben außerhalb des Organismus. Anat. Anz. Bd. 40. 1912. — Explantation. Handwörterbuch d. Naturwissensch. Bd. 3. 1913. Jena, G. Fischer. — Gewebekulturen und Gewebepflege im Explantat. Braunschweig, Vieweg. 1914.*

Literatur Kap. XXV.

Conklin, Edwin, *The mechanism of heredity. Science. Vol. 27. 1908.*
Driesch, *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. p. 13. Leipzig 1894.*
Godlewski, E., *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26. 1908.*
Hertwig, Oscar, *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die*

Digitized by Google

Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula, Wochenschr. f. d. akad. Welt. Jahrg. 1. 1895. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. p. 170—196. Jena 1897. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909.

Korschelt und **Heider**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 3. Lief. Jena 1909.*

Rabl, Karl, *Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig 1906.*

Verworn, *Allgemeine Physiologie. p. 526. Jena 1895.*

Wilson, Ed., *Experimental studies in germinal localization. Journ. of experim. Zool. Vol. 1. 1904.*

Literatur Kap. XXVI.

Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem.

Adler, Leo, *Metamorphosestudien an Batrachierlarven. II. Der Einfluß überreifer Eier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1917.*

Baltzer, F., *Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. d. zool. Station Neapel. Bd. 22. 1914.*

Baur, E., *Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei Melandrium album. Zeitschr. für ind. Abst. u. Vererb. Bd. 8. 1912. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.*

Beard, J., *The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb. Bd. 16. 1902. Heft 4.*

Blakeslee, *Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Vol. 40. 1904.*

Boveri, Th., *Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg. Bd. 41. 1911.*

Buchtien, O., *Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Cassel 1887.*

Bugnion, E., *Les cellueles sexuelles et la détermination du sexe. Bull. Soc. Vaud. sc. nat. T. 66. 1910.*

Burgeff, H., *Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens. Flora. Bd. 107 u. 108. 1914/15.*

Bütschli, O., *Protozoa. III. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1887/89.*

Castle, W. E., *A Mendelian View of Sex-heredity. Sciences N. S. Vol. 29. 1909.*

Correns, C., *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907. — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. Heft 9. — Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907. — Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Ebenda. Bd. 45. 1908. — Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena 1913. — Ueber den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.*

Correns, C., und **Goldschmidt, R.**, *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.*

Cuénot, *Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 32. 1899.*

Düsing, C., *Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 19. 1886.*

Enriques, P., *La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9. 1907.*

Goebel, *Organographie der Pflanzen. II. Teil.*

Goldschmidt, R., *Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig 1913. — Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I u. II. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 7. 1911; Bd. 11. 1914.*

Hartmann, M., *Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften. 1918. — Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 20. 1918.*

Heape, *Notes on the proportion of sexes in dogs. Proceed. of the Cambridge Philos. Society. Vol. 14. p. II.*

Hertwig, Günther, *Die Fragen der Geschlechtsbestimmung. Arch. f. mikr. Anat. Festschrift für Oscar Hertwig. 1920.*

Digitized by Google

Hertwig, R., *Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905, 1906, 1907. — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda. Bd. 2. 1906; Bd. 3. 1907. — Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. Bd. 32. 1912.*

Issakowitsch, *Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Ges. Bd. 69. 1906.*

King, Helen, *The sex ratio in hybrid rats. Biol. Bull. Vol. 21. No. 2. July 1911. — Temperature as a factor in the determination of sex in amphibians. Ibid. Vol. 18. No. 3. Febr. 1910. — Studies on sex-determination in amphibians. Ibid. Vol. 20. No. 4. March 1911.*

Klebs, G., *Ueber das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena 1894. — Ueber einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1895. — Ueber die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen, der Protobionten. Spez. Teil: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.*

Kniep, H., *Untersuchungen über den Antherenbrand (Ustilago violacea). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Bot. Bd. 11. 1919.*

Kopeć, St., *Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Sc. Cracovie. 1908. — Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911.*

Korschelt, E., *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.*

Kuschakewitsch, S., *Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 2. 1910.*

Lenhossek, *Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.*

von Malsen, H., *Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.*

Marchal, Elie, et Emile, *Recherchee éxperimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mémoires couronnés publiés par la classe des sciences Acad. roy. d. Belg que. T. 1. 1906. — Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. roy. Belgi. 1906 et 1907.*

Maupas, M., *Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. Acad. Sc. d. Paris. T. 113. 1891. — Modes et formes de reproduction chez les Nématodes. Arch. de Zool. expériment gén. 3 Sér. T. 8. 1900.*

de Meijere, J. C. H., *Ueber getrennte Vererbung der Geschlechter. Biol. Centralbl. Bd. 30. No. 6. März 1910.*

Mordwilko, A., *Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl. Bd. 27 u. 29. 1907, 1909.*

Morgan, Th., *The biological signification and control of sex. Science. N. S. Vol. 25. March 1907. — Sex-limeted inheritance in Drosophila. Science. Vol. 32. 1910. — Heredity and sex. Columbia Univ. Press. New York 1913.*

Nachtsheim, H., *Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. 21. 1914. — Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren zytologische Grundlage. Sammelreferat. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. 20. 1919. — Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93. 1919.*

Noll, F., *Versuche über Geschlechtsbestimmung bei diözischen Pflanzen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. Jahrg. 1907.*

Nussbaum, M., *Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 49. 1897. — Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1892. — Pflügers Arch. Bd. 130. 1909.*

Oudemans, J. Th., *Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 12. 1899.*

Papanicolau, G., *Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centralbl. Bd. 30. 1910.*

Pflüger, E., *Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 29. — Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Ebenda. Bd. 29. 1882.*

Potts, F. A., *The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite Peltogaster. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 50. 1906.*

Prantl, K., *Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Bot. Zeitg. Jahrg. 39. 1881.*

von Prowazek, S., *Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt. Bd. 21. 1904.*

Punett, *Sex-determination in Hydatina, with some remarks on Parthenogenesis. Proc. of the Royal Soc. B. Vol. 78. 1906.*

Schaudinn, F., *Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905.*

Schleip, W., *Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 3. 1912.*

gitized by Google

Schultze, O., *Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 63. 1903.*

Seiler, *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 18. 1917.*

Shull, G. H., *Reversible sex-mutants in Lychnis dioica. Bot. Gazette. Vol. 52. 1911.*

Steinach, *Geschlechtsbetrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Centralbl. f. Physiol. Bd. 24. No. 13.*

Strasburger, E., *Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. 20. 1900. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909. — Die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910.*

Wilson, E. B., *The sex chromosomes. Arch. mikr. Anat. Bd. 87. 1911.*

Witschi, E., *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85. 1914. — Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda. Bd. 86. 1914.*

Woltereck, R., *Ueber Veränderungen der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue. Hydrobiologie. Bd. 4. 1911.*

Literatur Kap. XXVII und XXVIII.

Blaringhem, L., *Mutations et traumatismes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Paris 1907. — Production d'une variété nouvelle d'épinards, Spinacia oleracea. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 147. 1908. p. 1331.*

Darwin, *Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Bd. 2. Vererbung, Kap. 12—15. Provisorische Hypothese der Pangenesis, Kap. 27. 1873.*

Detmer, *Zum Problem der Vererbung. Pflügers Arch. Bd. 41. 1887.*

Ehrlich, Paul, *Experimentelle Untersuchungen über Immunität. I. Ueber Ricin. II. Ueber Abrin. Deutsche med. Wochenschr. 17. Jahrg. 1891. p. 976 u. 1218. — Ueber Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 12. 1892. p. 183—205. — Beiträge zur experimentellen Pathologie und Chemotherapie. Leipzig 1909. — Grundlagen und Erfolge der Chemotherapie. 1911.*

Ehrlich, P., und **Hata**, *Die experimentelle Chemotherapie der Spirillosen (Syphilis, Rückfallfieber, Hühnerspirillose, Frambösie). Berlin 1910.*

Eimer, *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.*

Emery, C., *Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centralbl. Bd. 13. 1893.*

Fechner, *Elemente der Psychophysik. 2. Aufl. 1889. p. 464, 536. — Die Tagesansicht gegenüber der Nachtansicht. p. 118—120. Leipzig 1879.*

Fischer, E., *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. 6. 1901. — Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda. Bd. 7. 1902.*

Fränkel, Karl, *Grundriß der Bakterienkunde. 2. Aufl. p. 151—160. Berlin 1887.*

Galton, *A theory of heredity. The contemporary Review. Vol. 27. 1876. — Hereditary Genius, an inquiry into its laws and consequences. London 1869.*

Hensen, Viktor, *Ueber das Gedächtnis. Rektoratsrede. Kiel 1877. — Die Grundlage der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 14. 1885.*

Hering, *Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Vortrag in der Wiener Akademie 1870. Almanach d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. 20. Jahrg. Wien 1870.*

Hertwig, O., *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese. Jena 1894.*

Hoffmann, *Bot. Ztg. 1887. — Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1888.*

Kammerer, P., *Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte und Laubfrosch. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22. 1906. — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen (Salam. maculosa und S. atra). Ebenda. Bd. 25. 1907 und Bd. 28. 1909. — Beweise für die Erwerbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschr. d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. 1910.*

Keller, *Vererbungslehre und Tierzucht. Berlin 1895.*

Klebs, G., *Ueber künstliche Metamorphosen. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 25. 1906. — Ueber die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Mathem.-naturwiss. Kl. 5. Abhandl. Jahrg. 1909. —*

Studien über Variation. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 24. 1907. — Ueber Probleme der Entwicklung. Biol. Centralbl. Bd. 24. 1904.

Lang, Arnold, *Ueber Vererbungsversuche. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.*

Merrifield, *Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all stages. Transact. Entomol. Soc. London. 1890—1894. — Recent examples of the effect on Lepidoptera of extreme temperature applied in the pupal stage. Proceed. of the South London entomol. and nat. hist. Soc. 1897.*

Minot, Sedgwick, *Ueber die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centralbl. Bd. 15. 1895.*

Nussbaum, M., *Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880. — Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Ebenda. Bd. 41. 1893.*

Orth, J., *Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. Festschr. für Albert von Kölliker. Leipzig 1887.*

Osborn, *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel-Bonnets Ergebnisse. 1894.*

Pfeffer, W., *Pflanzenphysiologie. Bd. 1. 1897, Bd. 2. 1904.*

Pictet, A., *Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. de la Soc. de physique et d'hist. nat. de Génève. 1905.*

Rignano, Eug., *Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Centroepigenese. Leipzig 1907.*

Roux, *Entwicklungsmechanik. Merkel-Bonnets Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl. Bd. 2. 1893.*

Semon, Richard, *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904. 2. Aufl. 1908. — Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassenbiol. 4. Jahrg. 1907. — Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. d. naturwiss. Forschung, herausgeg. von Abderhalden. Bd. 2. 1910. (Siehe auch daselbst weitere Literatur!)*

Standfuss, *Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jähriger Experimente. Vortrag. Zürich 1905.*

Sumner, F. B., *Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of experim. Zool. Vol. 7. 1909. — An experimental study of somatic modifications and their reappearance in the offspring. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. Teil 2. 1910.*

Tizzoni und Cattaneo, *Ueber die erbliche Ueberlieferung der Immunität gegen Tetanus. Deutsche med. Wochenschr. No. 18. 1892.*

Tower, W. L., *An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa. Washington, Published by the Carnegie Institution of Washington, 1906.*

Virchow, *Deszendenz und Pathologie. Virchows Arch. Bd. 103. 1887. — Rassenbildung und Erblichkeit. Bastian-Festschr. 1896.*

Weismann, *Ueber die Vererbung. Jena 1883. — Die Kontinuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. — Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionslehre. Jena 1886. — Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften. 1888. — Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891. — Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893. — Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895. — Ueber Germinalselektion. Extrait du compte rendu de séances du troisième congrès international de Zool. Leyden 1895, 1896. — Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894. — Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. 1 u. 2. Jena 1902.*

Whitman, C. O., *Evolution und Epigenesis. Boston 1895.*

Wilckens, *Die Vererbung erworbener Eigenschaften vom Standpunkte der landwirtschaftlichen Tierzucht in bezug auf Weismanns Theorie der Vererbung. Biol. Centralbl. Bd. 13. 1893.*

Wille, N., *Ueber die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Centralbl. Bd. 25. 1905.*

Yves, Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.*

Ziegler, Ernst, *Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden, und wie entstehen erbliche Krankheiten und Mißbildungen? Beitr. z. pathol Anat. u. Physiol. Bd. 1. 1886.*

Ziegler, Heinrich, *Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.*

Literatur Kap. XXIX.

v. Baer, Karl Ernst, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. 1828.*

Haeckel, *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl. 1891.*

Digitized by Google

Hertwig, Oscar, *Ueber die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. (Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese.) Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre. Bd. 3. 3. Teil. 1906. — Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stande der Biologie. Internat. Wochenschr. Jahrg. 1. 1907.*
Hertwig, Richard, *Lehrbuch der Zoologie. 8. Aufl. 1907. p. 44—45.*
Mehnert, *Biomechanik, erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese. Jena 1898.*
Osborn, *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel u. Bonnets Ergebnisse. Bd. 3. 1894.*
Vialleton, L., *Un problème d'évolution. Paris 1908.*

Literatur Kap. XXX.

Haeckel, *Die Gasträatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs etc. Jenaische Zeitschr. Bd. 8. 1874.*
Hertwig, Oscar und **Richard,** *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. — Studien zur Blättertheorie. Heft I. Die Aktinien. Heft II. Die Chätognathen. Heft III. Die Cölomtheorie. 1879—1881.*
Hertwig, Oscar, *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Kap. IV. 1910. — Zeit- und Streitfragen in der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. 1894. p. 97: Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen.*
His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. 1868. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1871.*
Pander, *Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817.*
Ray-Lankester, *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals etc. Annals and Mag. nat. Hist. Vol. 11. 1873.*

Digitized by Google

Register.

Abortiveier 304.
Abrin. Versuche Ehrlichs 727.
Abscherung 570, 659.
Abutilon Thompsonii 605.
Acetabularia 381, 385.
Achromatische Kernfigur 189.
Actinosphaerium 170, 279, 477.
— Kernteilung 205.
Addisonsche Krankheit 554.
Aderlaß. Einfluß auf Blutbildung 640.
Apfelsäure als Lockmittel für Samenfäden der Farne 181.
Aequationsteilung 302.
Aequivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse 412.
— der Kernsubstanz bei der Befruchtung 305, 341.
Aethalium septicum 167, 178.
Affinität, sexuelle 356, 379, 383. Beeinflussung derselben durch Eingriffe 394.
— Vegetative und sexuelle 483.
Ahnenplasmatheorie 417.
Akromegalie 646.
Aktinien 274, 759.
— Symbiose mit Algenzellen 503.
Albicatio 605.
Aleuron 90.
Algen 165, 350, 358, 716.
— Zellkolonien 472, Symbiose 501.
Allolobophora (transplantiert) 488.
Alveolarschicht 21.
Ameisen 593, 594.
Amitose 225.
Amöbe. Bewegung derselben 122.
— Reizung 170, 172.
Amphiaster 198.
Amphibien, artfremd. Bastarde 374, 390.
— Merogonie 378.
— Parthenogenese 371, 373.
Amphimixis 305, 397.
Amphioxuseier auf Teilstadien durch Schütteln zerlegt 616.
Amyloplasten 92, 96.
Anaphase 192.
Anästhetika 175.
— Wirkung auf Mimosa, auf Eier und Samenfäden 175, 176.
Anencephalie von Frosch- und Axolotlembryonen 595.
Anilinfarben 34. Aufnahme in die lebende Zelle 72.
Animalkulisten 407.
Anisogameten 695.
Anlage eines Organismus 404, 410.
— Entfaltung der Anlagen 419, 736. Latente 431. Dominierende 431. Rezessive 431.
Anlagepaar 419, 439.
Antennaria (Parthenogenese) 363.
Anthericum. Mechanisches Gewebe 573.
Antheridien. Ablenkung 380.
Antikline Teilebene 246.
Antimeren 468.
Apfelbaum. Verhalten beim Pfropfen 484.
Aphiden 321.
Apogamie 361, 377.
Aponeurose 658.
Aposporie bei Moosen 286.
Apposition 116.
Arabis. Vergrünung 608.
Arbeitshypertrophie 547.
Arbeitsteilung 522, 764.
— Gesetz der physiologischen 522, 609.
— in der menschlichen Gesellschaft 523.
— im Zellenstaat 524.
— zwischen chlorophyllhaltigen und chlorophyllfreien Pflanzenzellen 525.
— zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenteilen 526.
— zwischen den verschiedenen Geweben 526.
Architektur der Chromosomen 330, 440.
— der Knochenspongiosa 574.
Archoplasma 195.
Arctia caja. Experimenteller Beweis für Vererbung 723.
Aroideen. Erwärmung der Blütenkolben 66.
Arsen. Einfluß auf Knochenwachstum 590.
Arteigenschaften der Zelle und Gewebe 536.
Artgleichheit der Zelle und Gewebe 537.
Artemia salina und Mühlhausenii 591.
Arthritis fungosa 554.
Artzelle. Begriff derselben 470, 731, 745.

Digitized by Google

Artzelle. Beweise für die Ansicht, daß alle Zellen eines Organismus Träger der Arteigenschaften sind 483, 537.
Arum maculatum. Mechanisches Gewebe 573.
Ascaris megalocephala. Kernteilung 194, 222, 237.
— — Diminution des Chromatins 208.
— — Reduktionsteilung der Samenzellen 299.
— — Reduktionsteilung der Eizellen 303.
— — Corps résiduels 558.
— — Befruchtung 295.
Aschenanalysen von Fucusarten 70.
Ascidie. Heteromorphose 664.
— Ei 632.
Ascidiella aspersa. Experiment von Chabry 617.
Asparagin. Reizmittel für Bacterium termo und Spirillum 182.
Aspidium. Apogamie desselben 377.
Assimilation 67, 80.
Asymmetrie der Embryonen 564.
Atmung 65.
— der Zelle 65.
— intramolekulare 66.
Attraktionssphäre 188.
Atrophie 548.
Ausstülpung von Epithelmembranen 758.
Auster. Veränderung der Schale 591.
Autonomie des Chromatins 326.
Avidität 71, 719.

Bakterien als Reagens auf Sauerstoff 179.
— anaërobe 65.
— Abschwächung giftiger Arten 716.
— Physiologische Varietät 717.
Bakterienfalle 182.
Basalkörperchen 137, 138.
Basedowkropf 646.
Basidiobolus ranarum. Einfluß der Ernährung auf Bildung der Geschlechtszellen 358.
Basis bei abgetrennten Pflanzenteilen 561.
Bastardbefruchtung 373, 388, 427, 429.
Bastarde 388, 430.
Bastardendosperm 332.
Bastardidioplasma 432.
Batrachospermum 580.
Bausteintheorie 480.
Becherzelle 90.
Befruchtung 288, 356.
— des Echinodermeneies 292.
— von Ascaris meg. 295.
— von Phanerogamen (Lilium Martagon) 330.
— der Infusorien 335.
— der Vorticellen 340.
— der Noctiluceen 346.
— der Desmidiaceen 346.
— der Zygnemaceen 348.
— von Spirogyra 349.
— von Mongeotia 349.
— von Botrydium und Ulothrix 351.
— von Phäosporeen 352.
— der Algen 350.
Befruchtung, isogame, oogame 351.
— der Cutleriaceen 352.
— der Fucaceen 352.
— vegetative bei Pflanzen 332.
— der Volvocineen 353.
— von kernlosen Plasmastücken (Merogonie) 377.
Befruchtungsbedürftigkeit 356.
Befruchtungsprozeß 288, 356.
Beroë-Ei zerlegt und zu Teilbildungen gezüchtet 630.
Bewegungserscheinungen des Protoplasma 121, s. Protoplasmabewegung.
— von Oelgemischen 127.
— der Geißel- und Flimmerzellen 130.
— der kontraktilen Vakuolen 139.
— infolge von Zug 141.
— bei Erwärmung 159.
— bei Lichtreiz 164.
Bienen 359, 592.
Bienenei 312.
Bildungstrieb 407.
Bindegewebe. Umgestaltung durch Zug, Spannung, Abscherung 658.
— Metamorphose 551.
Bindegewebsfibrillen 109.
Binnenbläschen von Thalassicolla 230.
Bioblasten 24, 58, 412.
Biogenesis, Theorie der 466, 517, 615, 740, 766.
Biogenetisches Grundgesetz 736, 740.
Biologische Reaktionen 494.
Biologische Verbindung 480.
Biophoren im Keimplasma 60.
Birnbaum. Pfropfung 484.
Blattgrün 67, 93.
Blutbildung 639.
Bonellia 648, 697, 699.
Botrydium 165, 351.
Branchipus 591.
Brechungslinie bei der Zellteilung 246, 250.
Brennesselbastarde 430, 431.
Bryopsis 478, 600.
Buche. Einwirkung des Lichts auf die Blattbildung 582.

Cachexia thyreopriva 644.
Cänogenese 745.
Carcinom 608, 671.
Carica papaya 83.
Caulerpa crassifolia 478, 600.
Causae externae und internae 144, Causa efficiens 152.
Cellulosemembran 84.
Centriol 49, 188, 203.
Centrosoma s. Zentrosom.
Cephalopodenei-Teilung 256, 681.
Ceratopteris. Lichtwirkung auf Prothallien 578.
Cerianthus. Heteromorphose 663.
Characeen. Rotation 126.
— Kern 228.
— Parthenogenese 362.
Chemie des Stoffumsatzes 79.
Chemische Reize 174, 589.
— — bei der Kernteilung 232.

Digitized by Google

Chemomorphosen 589.
Chemorezeptoren 71, 718.
Chemotaxis 156, 178, 180.
Chemotherapie 70, 718.
Chemotropismus 156, 174.
— von Aethalium 178.
— Bakterien und Infusorien 180.
— der Samenfäden 180.
— der Lymphkörperchen 183.
Chermes viridis 608.
Chimäre (pflanzliche) 495.
Chloral. Wirkung auf Eier und Samenfäden 176.
— — auf Kernteilung 232.
Chloroform 68, 175.
Chlorophyll 67, 93.
— Bedeutung für pflanzliche Formbildung 525, 753.
Chlorophyllfunktion 68, 80.
— gehemmt durch Chloroform 68, 178.
Chlorophyllkorn 93, 168, 421.
Chlorophyllwanderung bei Lichtreiz 167, 580.
Chloroplast 92.
Chlorose bei Pflanzen 590, 606.
Chondriosomen 98.
Chromatin 31, 413.
Chromatindiminution 208, 278.
Chromatinelimination 373, 391.
Chromatische Kernfigur 189.
Chromatolyse 558.
Chromatophoren 91, 164.
Chromidien 102, 104.
Chromiolen 33, 223.
Chromosomen 187. Zahlengesetz 219, 306.
Chromosomenindividualität 195, 221, 327.
Cione intestinalis. Heteromorphose 664.
Clavellina. Teilung 681.
Closterium 347.
Cölenteraten 91, 108, 142, 481, 758.
Cöloblast 476. Vergleich mit vielzelliger Pflanze 478.
Cölomlarve 759.
Coloradokäfer. Experimente von Tower 587, 724.
Corps résiduels von Ascaris 558.
Crataegomespilus 500.
Crista sterni. Entwicklung bei Flugvögeln 636.
Ctenophorenei. Zerlegt und zu Teilbildungen gezüchtet 629.
Cuticula. Cuticulargebilde 119.
Cutleriaceen. Befruchtung 352.
— Sexuelle Affinität 380.
Cynthia 632.
Cytisus Adami 495.
Cytoblast 185.
Cytoblastem 7, 185.

Daphnoiden. Parthenogenese 364.
Dauereier 364.
Dauerstoffe der Zelle 27.
Daumenschwiele der Froschmännchen 648.
Deckglaskultur 671.
Degeneration 557.
— des Kerns 236, 558.
Dentaliumei 631.
Desmidiaceen 346, 348.
Determinanten im Keimplasma 611, 725.
Deutoplasma 26.
Diapedesis 183.
Diastase 82.
Differenzierung 764.
— des Eies 240.
Dihybride 429, 434.
Diminution des Chromatin 208, 278.
Dimorphismus der Spermatozoen 316, 702.
— der Eier 322, 699, 702.
Dinophilus. Eidimorphismus 699.
Diploide Kerne 219, 283, 362.
Diplont 695.
Dominanz (der Anlagen) 431.
Doppelmißbildungen 618—624.
— von Amphioxus 619.
— vom Frosch 620.
Doppelmißbildungen von Fischen, Reptilien, Vögeln 623.
Dotterhaut 294.
Dotterkern 105, 257.
Dottermaterial. Einfluß auf den Verlauf der Ontogenese 678.
Dotterplättchen 90.
Drosera 83.
Drosophila 703.
Druck. Einfluß auf Gestaltung 567.
Druckbälkchen 576.
Druckgurtung 571.
Drucklinien 575.
Drüsenentwicklung 761.
Drüsengranula 100.
Duplicitas anterior 621.

Echinodermen. Eiteilung 197.
— Befruchtung 292.
— Künstliche Parthenogenese 369.
Echinodermeneier komprimiert 260.
Ei. Eigenschaften desselben im Entwicklungsprozeß 677; polare Differenzierung 679; bilateral-symmetrischer Bau 679; als Träger der Arteigenschaften 676; Unterscheidung von drei Perioden in seiner Entwicklung nach Verschiedenheit der chemischen Prozesse 691.
Einschachtelungstheorie 407.
Einstülpung 758.
Eiweißkristalle 82.
Eiweißmolekül 16, 60.
Ektocarpus 359.
Elektrische Reize 169.
Elementarorganismus 9, 472.
Elementarteil. Elementareinheit 3, 411.
Elimination von Chromatin 373, 391.
Embryo. Einfluß auf den Mutterorganismus 606; bei Pflanzen 607; bei Tieren 606.
Embryosack der Phanerogamen 258, 332.
Empfängnisfleck (bei Algen) 352.
Empfängnishügel des Eies 293.
Energie, potentielle und kinetische 53.
Entwicklungserregung 397.
Entwicklungstheorien 405, 408.

Digitized by Google

Epheu. Lichtwirkung 579.
Epigenese 406, 712.
Epistylis. Befruchtung 340.
Epithelkörper 643.
Epithelmembran. Wachstum derselben 758.
Erbmasse 412.
— Aequivalenz derselben 412.
— Verteilung derselben auf die Zellen 413.
— Verhütung der Summierung 416.
— Teilbarkeit derselben 415, 419.
— Mischbarkeit 419.
— feinere Organisation derselben 409.
Ernährung. Einfluß auf Tiere 592; Einfluß auf Geschlecht 698.
Ernährungsplasma 412.
Erythroblasten 640.
Eudendrium racemosum 582, 668.
Eudorina. Befruchtung 354.
Euglena viridis 165, 207.
Eumitotische Reifungsteilung 307.
Evolutionstheorien 404, 712.

Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses 518; äußere 578; innere 609; in der Zelle gelegene 675.
Faltenkranz des Froscheies 201.
Farbkörner der Pflanzenzelle 95.
Farbstoffe. Aufnahme in die lebende Zelle 72.
Fascien 658.
Femur. Architektur des Femurkopfes 574.
Fermente 64.
Fermentwirkung 82.
Fett 89.
Fibrille 91, 109.
Filartheorie von Flemming 23.
Flagellaten 131.
Flechten. Symbiose 502.
Fleischfressende Pflanzen 83.
Flimmerepithel 136.
Flimmern 130. Flimmerbewegung 130, 134. Entstehung der Flimmern 131.
Fötale Rachitis 645.
Follikelatresie 558.
Formative Tätigkeit der Zelle 63, 78.
Formbildung bei den Pflanzen 752.
— bei den Tieren 755, 757.
Fortpflanzung der Zelle 185.
Fragmentierung des Kerns 225.
Fritillaria imperialis. Kernteilung im Embryosack 201.
— — der Pollenzellen 203.
Froscheier komprimiert 261, 614.
— durch Zentrifugalkraft in meroblastischen Typus umgewandelt 565.
— überreife 706.
Fucaceen. Befruchtung 352, 389. Merogonie 379.
Funaria hygrometrica (Lichtwirkung) 580.
Fundulusembryonen 583, 596.
Funktion 520. Ihr Verhältnis zur Struktur 520. Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Funktionen 519, 544.
Funktionelle Selbstgestaltung. Kritik des Ausdrucks 520.
Funktionelle Selbstgestaltung. Gestalt und Struktur 520.
Funktionsprinzip von Fechner 731.
Funktionswechsel 550.
Furchungskern 295.
Furchungsprozeß des Eies 240—262.

Gallen 607.
Gallwespe 607.
Galvanotropismus. Galvanotaxis 171.
Gametangien 350.
Gameten 351.
Gasträatheorie 681, 757.
Gastropacha. Veränderung durch Fütterung 591.
Gastropodenei (Furchung) 686.
Gastrula 681, 757.
Gedächtnis 731; Vergleich mit dem Vererbungsvermögen 733.
— als Funktion der organischen Materie 733.
Gefäße der Pflanzen 4.
Gefäßsystem 657.
Geißeln 131.
Gemmulae (Darwins) 59.
Gen 404, 410, 412, 437, 700.
Generationswechsel 290.
Genkoppelung 439.
Genotypus 437.
Geotropismus 148, 561.
Germinalselektion 710.
Gerüsttheorie des Protoplasma 20.
Geschichte der Zellentheorie 4—7.
— der Protoplasmatheorie 7—9.
Geschlechtsbestimmung 694—708.
Gechlechtscharaktere, sekundäre 647—655.
— konkordante 655.
Geschlechtsgebundene Vererbung 703.
Geschlechtschromosomen (sex chromosomes) 316—322, 702.
Geschlechtsdifferenzen 346.
Geschlechtsdimorphismus der Vorticellen 341.
— der Bonellia 648.
Geschlechtskern der Infusorien 336.
Geschlechtsreife der Infusorien 357.
Geschlechtssporen 351.
Geschwülste. Pathologische 505, 608.
Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung 522.
— der konstanten Verhältnisse 518.
— der physiologischen Integration 527.
Getreidearten. Veränderung der Reifezeit 722.
Gewebe. Arteigenschaften und histologische Eigenschaften derselben 534.
— Wesentliche und nebensächliche 535.
Gleichgewichtsebene des Eies 563, 685.
Glitschbewegung 125.
Glykogen 90.
Gonomerie des Kerns 327.
Granula 24, 97.
Granulatheorie von Altmann 24.
Gravitation 560.
Gregarinen. Entwicklungszyklus derselben 538.
Gromia oviformis. Bewegung 124.

Digitized by Google

Grundformen der geschlechtlichen Zeugung 346.
Grundstock beim Pfropfen 483, 604.

Hämatoblasten 640.
Hämoglobinurie bei Transfusion disharmonischen Blutes 492.
Hämolysine 495.
Hahnenfedrigkeit 648.
Halbkern (haploider Kern) 219, 283, 362, 376.
Halbseitenzwitter 653.
Haplont 695.
Harnbildung 641.
Harnfähige Substanzen 641.
Hauptkern der Infusorien 336.
Hauptspindel der Infusorien 336.
Hautplasma 14.
Hautschicht der Zelle 14, 73.
— des Eies von Rana 14.
Hedera helix (Lichtwirkung) 579.
Hektocotylus 468.
Heliotropismus 148, 156, 163.
Hermaphrodit 653, 707.
Hermaphroditismus des Kerns 344.
— bei Pflanzen und Tieren 653, 707.
Herz 657.
Heterochromosom 316—322, 655, 702, 704.
Heteromorphose 638, 663.
Heterozygote 433.
Hirnanhang 646.
Histologisches System, ein künstliches 535.
Homozygote 433.
Hormone 638, 645.
Hornhaut, Intercellularbrücken 511.
Hyaloplasma 14.
Hydra, Transplantation zwischen fusca und viridis 485.
— Polarität 563.
— Regeneration 660.
Hydrocharis 125.
Hydrodiktyon, Experimente 358.
Hydrophyten 596.
Hydrotropismus 180.
Hyperplasie 557.
Hypertrophie 546.
— der Hypophysis 646.
— des Muskelgewebes 657.
— der Niere 642.
Hypophyse, Hypertrophie nach Exstirpation der Schilddrüse 646.

Iden im Keimplasma 611.
Idioplasma 409, 412, 421, 536, 727.
Idioplasma als innerer Faktor des Entwicklungsprozesses 690.
Idioplasmatheorie 408, 412, 727.
Immunität 728.
Inaktivitätsatrophie 543.
Individualitätsbegriff 467.
Individualität der Chromosomen 195, 221, 327.
Individualitätsstufen im Organismenreich 467.
Individuum, morphologisches und physiologisches 468.
— genealogisches (Huxley) 468.
Individuum erster Ordnung, die Artzelle 469.
— zweiter Ordnung, Zellkolonien 472.
— — — Personen 475, 480.
— dritter Ordnung, Tierstock 480.
Infektionsgeschwülste 505.
Infusorien 135, 288, 336, 354, 380, 385.
— Befruchtungsbedürftigkeit 357.
— Befruchtung 336, 385.
— Galvanotropismus derselben 171.
— Kernteilung 204.
Inkrustation der Zellhaut 115.
Innere Sekretion 638, 642, 647.
Inotagmen 113.
Insektenei 258.
Integration 527, 609.
Intercellularbrücken bei Volvox 508.
— bei Pflanzen 509.
— bei Tieren 511.
— Methode ihrer Darstellung bei Pflanzen 510.
— zwischen Bindegewebszellen 511; Epithelzellen 512; Endothelzellen 513; Eizelle 513; Furchungszellen 514.
Intercellularsubstanz 84, 119.
Intramolokulare Atmung 66.
Intracellulare Pangenesis 420.
— Verdauung 76.
Intussuszeption 116.
Invagination 758.
Invertin 83.
Inzucht 388.
Irritabilität der Zelle 143.
Isogam 351.
Isogamet 695.

Kaktusarten, Verhalten beim Pfropfen 484.
Kältestarre, Kältetod 158, 159.
Kapaun 648.
Karyokinese 187, 225.
Kastration 648.
Kausalgesetz (ontogenetisches) 405, 470, 746.
Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus 144.
— Verschiedene Formen der Kausalität 145.
Keimblase 756.
Keimbläschen, Keimfleck 41.
Keimblatt 755, 757, 759.
Keimbahnkörper 278.
Keimflecke von Mollusken 43.
— von Asteracanthion 44.
Keimkern 295.
Keimplasmatheorie von Weismann 610, 615.
Kern s. Zellkern.
Kerndegeneration 230.
Kernfärbung 31, 190.
Kerngerüst 39.
Kernkörperchen 34, 45.
Kernlose Elementarorganismen 47.
Kernmembran 36, 185.
Kernplasmarelation 30, 279—287, 427.
Kernsaft 36.
Kernsegmente 187. Spaltung derselben 190.
— Zahl bei der Reduktionsteilung 219, 299.

Digitized by Google

Kernsegmente bei der Befruchtung 297.
Kernsegmentierung 187, 211. Bedeutung derselben 225.
Kernspindel. Entstehung 188. Bau derselben 213.
Kernstruktur 36.
Kernsubstanz 30.
— als Träger der Arteigenschaften 412.
— ihr Wachstum während der Eientwicklung 691.
Kernteilung 187, 225. Beeinflussung derselben durch Eingriffe 230—237.
— pathologische 234.
— mehrpolige 234.
— erbgleiche 413.
Kernwachstum 218.
Kernzerschnürung 225.
Klümpchentheorie von Arnold und Purkinje 8.
Kniegelenksankylose 577.
Knochenarchitektur 574.
Knochenentwicklung gestört bei Cachexia thyreopriva 644.
Knochenfraktur 577.
Knochenmark 640.
Knochenspongiosa 574.
Knospenfurchung 323.
Knospung der Zelle 254.
Körnchenströmung 123.
Körnerplasma 14.
Kohlenhydrate 80.
Kohlensäureaufnahme 67.
Kolloide Stoffe 12, 56.
Kolibri 636.
Kompression von Echinodermeneiern 261.
— von Froscheiern 261, 614.
Konjugaten. Befruchtung 346. Parthenogenese 376.
Konjugationsepidemie der Infusorien 336.
Konkordante Geschlechtscharaktere 655.
Konstanter Strom. Einwirkung auf Rhizopoden 170.
Kontinuität der Generationen in der Entwicklung 711.
Kopfknorpel der Cephalopoden (Intercellularbrücken) 511.
Körnerplasma 14.
Korrelationen 609, 635.
— zwischen Embryonalzellen 610.
— auf späteren Stadien der Entwicklung und beim Erwachsenen 635.
— bei Pflanzen 635.
— zwischen oberirdischen und unterirdischen Teilen 755.
— Gipfelbetrieb bei der Fichte 635.
— bei Tieren. Kolibri 636.
— Einteilung 638.
— chemische 638.
— mechanische 656.
Kran. Konstruktion desselben 574.
Kreislauf des Lebens 80.
Kretinismus 645.
Kreuzung bei Acetabularia 381.
— bei Infusorien 381.
— bei Pflanzen 393.
— bei Ascidien 387.
Kreuzung bei Echinodermen 391.
— bei Amphibien 373, 390.
— bei Vögeln 392.
— Nutzen derselben 394, 403.
Kristall. Vergleich mit Organismus 626.
— Regeneration 668.
Kristalloide Stoffe 56.
Kropfexstirpation 644.

Lamarcksches Prinzip, Lamarckismus 711
Latente Eigenschaften 431.
Lebenseigenschaften der Zelle 62.
Lebenseinheit, pflanzliche und tierische 3.
Lebenskraft 143.
Lebensprozeß 63.
Leber 643.
Lepismium radicans 579.
Leptinotarsa. Experimente von Tower 587, 724.
Leukocyten. Chemotropismus derselben 183.
— Aufnahme fester Körper 77.
Leukoplast 93, 99.
Leukophrys patula 288, 336, 357.
Licht. Einfluß auf organische Prozesse 163, 578.
— von verschiedener Brechbarkeit 167, 584.
Lichtbilder auf Pflanzenblättern 94, 169.
Lichtempfindlichkeit der Algenschwärmer 165, 716.
Lichtreize 163.
Lichtstimmung 165, 166.
Lichtwirkung bei Aethalium, Pelomyxa, Chromatophoren 164, Pigmentzellen 164, Euglena, Schwärmsporen 164, 165.
Linin des Kerns 35.
Linsenregeneration 524, 666.
Lithiumlarven der Seeigeleier 595.
Lochkerne 29, 228.
Löwenmaul, Bastardierung 437.
Lumbricus, transplantiert 488.
Lymphkörperchen. Bewegung derselben 122.
— Teilung 225.
— Zentralkörperchen 52.
— Lochkerne 227.
Lycaena. Saisondimorphismus 585.

Maispflanzen (unterschwefelsaure Talkerde) 698. Bastardierung 434.
Makrogameten 340.
Makrosporen 695.
Makronucleus der Infusorien 336.
Marsilia. Parthenogenese 362.
Maschinenwesen, verglichen mit dem Organismus 153.
Mechanische Einwirkungen 173, 568.
— Gewebe 568.
— — bei Pflanzen 569, 572.
— — bei Tieren 563.
— Reize 173.
Mechanomorphosen 656.
Mehrfachbefruchtung 177.
Membran der Zelle 7, 114.
Mendelsche Regeln 429—440.
Merogonie 377.

Merocyten 236.
Merkmalspaar 429.
Mesenchymgewebe 762.
Mesenchymkeim 762.
Mesocarpus (Lichtwirkung) 167.
Mesoderm 759.
Mesothorium s. Radium.
Mestombündel 573.
Metameren 468.
Metamorphose von Froschlarven 594.
— der Gewebe 534, 550.
Metaphase 191.
Metaplasie 550.
Metaplasma 85, 91.
Methylenblauwirkung auf Samenfäden 177.
Mikrogameten 340.
Mikrogromia socialis 473.
Mikronucleus der Infusorien 336.
Mikroorganismen. Kerne derselben 47.
— ihre Zerstörung durch Phagocyten 78, ihre Stoffwechselprodukte 183.
Mikrosporen 695.
Milz 640.
Mimosa pudica 175.
Mirabilis Jalapa 430.
Mitochondrien 102.
Mitom 23.
Mitose 187, pluripolare 234.
Mittelstück des Samenfadens 292, 294.
Mizelle (Mizellartheorie) 56.
Mizellarlösung 57.
Molinia. Mechanisches Gewebe 573.
Molluskenei 631, 680.
Moneren 264.
Monohybride 429.
Monophyletische Hypothese 748.
Mosaikeier 628, 681.
Mucigen 90.
Muskelfibrillen 110.
Muskelgewebe 657.
Mycoderma aceti 80.
Myofibrille 110.
Myxödem 644.
Myxomyceten 29, 170, 477. Bewegung 122.
Myxosporidien 608.

Nachwirkung 540.
Nährlösung, künstliche 80.
Nahrungspolymorphismus der Ameisen, Termiten und Bienen 593.
Narkose (Protoplasma, Mimose, Eier, Samenfäden) 68, 176.
Nebenkern der Infusorien 204, 336.
Nebenniere 646.
Nebenschilddrüsen 643, 646.
Nebenspindel der Infusorien 204, 336.
Nekrose 557.
Nematoden. Kerne in der befruchteten Eizelle 243, Parthenogenese 366.
Nervendurchschneidung. Einfluß auf die Entwicklung des Skeletts 659.
— Drüsensekretion 548.
— Muskulatur 549.
Nervenfibrillen 110, 515.
Nesselkapsel 91, 108.
Neurofibrille 110, 515.
Niere 641. Nierenhypertrophie, Nierenexstirpation 547, 641.
Nikotin, Wirkung auf Samenfäden 177.
Nisus formativus 407, 712.
Noctilucen. Befruchtung 346.
Nostochacee 473.
Nukleïn 32.
Nukleolarsubstanz 34.
Nukleolen 34, 45, 47.
— Schicksal bei Kernteilung 215.
Nucleocentrosoma 207.
Nutritive Reizung 556.

Ontogenese 741, 744.
Ontogenetisches Kausalgesetz 405, 470, 746.
Onychodromus grandis 288, 337, 357.
Oocyten 302.
Oogam 351.
Oogonien 298.
Oogenese 302, 602.
Opuntia Labour. Vereinigung mit Rhipsalis 484.
Organbildende Substanzen 632, 687.
Organotropie 71.
Oscillariacee 473.
Osmose 73.
Ovisten 407.
Ovogenese s. Oogenese.

Palissadenparenchym 580.
Panachüre 605.
Pandorina. Befruchtung 353.
Pangene 60, 420.
Pangenesis 59, intracellulare 420, 516.
Pankreas 646.
Panspermie 267.
Parallelinduktion 722.
Paramäcien. Sauerstoff 179. Befruchtung 336.
Paramitom 23.
Paraplasma 26.
Parasit 501.
Parasitropie 71.
Parthenogenese, natürliche 359, 360.
— experimentelle 368, 398.
— somatische 361.
— generative 361.
Pelomyxa 164, 171.
Pepsin 83.
Perikline Teilebene 246.
Peronosporeen, sexuelle Affinität 379.
Pflanzenanatomie 4.
Pfropfbastarde 495.
Pfropfreis 483, 604.
Pfropfung bei Pflanzen 483, 604.
— bei Tieren 485.
— Hauptergebnis der Versuche 492.
— s. Transplantation.
Phänotypus 437.
Phäosporeen. Befruchtung 352.
Phagocyten 77.
Phagocytose 77.
Phanerogamen. Befruchtung 330.
Phosphor. Einfluß auf Knochenwachstum 590.
Phototaxis 165.

Digitized by Google

Phototaxis der Algenschwärmer 165, 716.
Phykomyces 701.
Phylloxera 321. Dimorphismus der Eier 699. Einfluß der Ernährung auf die Zeugung 359, 699.
Phylogenese 741.
Physiologische Einheiten von Spencer 59, 731.
Phytogenesis 5.
Pigmentzellen 164.
Pigmentierung. Vererbung 438.
Pigmentbildung 583.
Pistazia (Pfropfung) 605.
Planaria. Heteromorphose 665.
Plasmaprodukt 85, 91, 114.
Plasmodium 77, 476.
Plasmolyse 74.
Plasome 59.
Plastide 79.
Plastin 16. Reaktionen 16.
Plateausches Gesetz 249.
Podophrya gemmipara. Entwicklungszyklus derselben 538.
— — Knospung 255.
Polare Differenzierung des Eies 241, 679.
Polarer Gegensatz zwischen Basis und Spitze bei Pflanzen 561.
Polfeld des Kerns 188, 222.
Pollappen (des Molluskeneies) 631.
Pollenkorn, Pollenschlauch 331.
Polyhybride 429, 437.
Polymorphe Tierstöcke 539.
Polyommatus. Saisondimorphismus 586.
Polyphyletische Hypothese 748.
Polyspermie 177, 322.
Polzellen 254, 302.
— parthenogenetischer Eier 366.
Postreduktionsteilung 311.
Präformation 405.
Präformationstheorie 405.
Präreduktionsteilung 311.
Präspermatiden 300.
Prävalenzregel (Mendel) 431.
Präzipitine 495.
Primordialschlauch 87.
Probien 269.
Progression in der Entwicklung 749.
Pronuclei 344.
Prophase 189.
Proportionales Kernwachstum 218.
Proteinsubstanz 16, 80.
Proteus anguineus 583. Atmung 639.
Prothallium. Lichteinfluß 578.
Protomeren 60.
Protonema 580.
Protoplasma. Erste Anwendung des Namens 7.
— Untersuchung des Protoplasmakörpers 11, 12.
— Wassergehalt 17.
— Alkaleszenz 17.
— chemische Zusammensetzung 16, 17.
Protoplasmabegriff 11.
Protoplasmabewegung 121.
— der Lymphkörperchen 122.
— der Amöben 122.
— der Myxomyceten 122.
Protoplasmabewegung bei Gromia 124.
— der Pflanzenzellen 125.
— Erklärungsversuche 127.
Protoplasmastruktur 18.
Protoplasmatheorie. Geschichte derselben 7.
Pseudogamie 363.
Pseudomitotische Reifungsteilung 308.
Pseudopodien 75, 122.
Psychophysische Prozesse 731.
Pteris cretica, Apogamie derselben 377.
Ptyalin 83.
Pubertätsdrüse 651.
Pyknose 558.

Quitte. Verhalten beim Pfropfen 484, 604.

Radiolarien. Skelett 91. Vielkernbildung 29, 229.
— Symbiose mit Algenzellen 503.
Radiumstrahlen. Einwirkung auf Kernteilung 237, auf Befruchtung 283, 371, 421, auf Organismen 588, 719.
Rana esculenta. Geschlechtsbestimmung 706.
Reduktion der Kernsegmente 307, 348.
— bei Infusorien 337.
Reduktionsteilung 302, 332, 417.
— bei Cosmarium 348.
Regeneration 660.
Regulationseier 616.
Reifeprozeß von Ei- und Samenzelle 298, 299.
Reiz und Reizwirkung 145, 519.
— verschiedene Arten derselben 145, 156.
— Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung 147.
Reizbarkeit 143, 156.
Reize des Protoplasma 156.
— thermische 157, 163, 585.
— elektrische 169.
— chemische 174, 589.
— mechanische 173.
— durch Belichtung 163, 578.
— zusammengesetzter Art 597.
Reizleitung 149, durch Protoplasmaverbindungen 514.
— durch Nerven 515.
Reizursache 147—150.
Reizwirkung 145—150, 519.
Reservekraft 641.
Reservestoffe 82.
Rheotropismus der Myxomyceten 123.
Rhabditis 365, 707.
Rhipsalis. Vereinigung mit Opuntia 484.
Rhizopoden. Bewegung 75, 124, 173.
Richtungskörper 254, 302.
Ricin. Versuche Ehrlichs 727.
Ricinfestigkeit 728.
Riesenzellen 226. Vielpolige Kernfiguren 235.
Röntgenstrahlen s. Radium.
Rohrzucker. Reizmittel für Samenfäden der Laubmoose 181.
Rotation 125.
Rotatorien 364.
Rubus. Parthenogenese 363.
Runkelrübe. Blütenbildung 605.
— Transplantation 605.

Digitized by Google

Saccharomyces, mit Chloroformwasser behandelt 177.
Saisondimorphismus 585, des Hodens 602.
Salamanderlarven 583.
— Regeneration 660.
Salamandra maculata. Kernteilung 189.
Samenfaden als Träger der Arteigenschaften 690.
— Bau desselben 133.
— von Ascaris 37.
— Bewegung desselben 133.
— Narkose desselben 176.
— der Echinodermen 292.
Samenkern 235, 295.
— sich in kernlosen Eistücken teilend 378.
Samenspindel 235.
Sammelchromosom 211.
Sarkode 8.
Sarkom 608, 674.
Sarkosporidien 608.
Sauerstoff. Wirkung auf die Zelle 178.
— Wirkung auf Aethalium 178.
— Wirkung auf Bakterien und Infusorien 178, 179.
Schattenpflanzen 582.
Schäume. Struktur derselben 21.
Schaumtheorie des Protoplasma 21.
Scherkraft 570.
Scheinfüßchen 75, 122.
Schilddrüse 587, 594, 603, 642.
Schilddrüsenextrakt 594, 643.
Schilddrüsentherapie 451.
Schleimhäute. Veränderung durch die Luft 599.
Schleimzelle 90.
Schmetterlinge (Saisondimorphismus) 585.
— Einfluß des Futters auf Färbung 591.
— — der Temperatur 585.
— Kastration 652.
— Experimente zum Vererbungsproblem 723.
— Geschlechtschromosomen 322, 702, 704.
Schubkraft und Schubspannung 570.
Schwammparenchym 581.
Schwanzflosse des Delphins 153.
Schwärmspore, ungeschlechtliche, geschlechtliche 350.
— Lichtwirkung 165.
Schwerkraft, Einfluß auf Differenzierung der Zelle 560.
— Einwirkung auf Pflanzen 560.
— — auf Tiere 563.
Seeigeleier. Durch Schütteln zerlegt 616.
Seeigellarven, bei Kalkentziehung gezüchtet 591.
Sehne 658.
Sekundäre Geschlechtscharaktere 647—655.
Selbstbefruchtung 385.
Selbstdifferenzierung. Einwände gegen den Begriff 151, 615.
Selbststerilität 386.
Sensible Periode 725.
Serum 494.
Sexualcharakter 345.
Sexualcharaktere, sekundäre 647—655.
Sexualhormone 652.
Sexualitätsproblem 694.
Sexuelle Affinität 356.
Siebröhren. Intercellularbrücken derselben 509.
Siphonophoren 481, 539.
Skelett der Zelle 91.
Solanum (Pfropfbastard) 286, 496.
Somazelle 211.
Sommereier 364.
Spaltungsregel (Mendel) 431.
Spannkraft 80, 149.
Spermatocyten 299.
Spermatogenese 299, 314, 392, 602, 674.
Spermatogonien 298.
Spezifische Energie 148, 518.
— — der Zelle 148.
Spezifischer Charakter der Zellen 534.
Spezifizität der Zellen 534—558.
Spindel s. Kernspindel.
Spindelfasern 188. Herkunft derselben 213.
Spindelrestkörper 102.
Spiraltypus (der Furchung) 680.
Spirogyra 229, 230. Befruchtung 349. Parthenogenese 376.
Spitze bei abgetrennten Pflanzenteilen 561.
Sporangien 350.
Spumoidstruktur des Protoplasma 22.
Standortsmodifikationen 598.
Stärke in der Pflanze gebildet 67, 93.
Stärkebildner 92, 96.
Stärkekorn 93, 95, 561.
Staphylococcus 183.
Stationärer Kern der Infusorien 339.
Statocysten 561.
Statolithen 561.
Stereoblastulae 323.
Stereom. Stereomrippen 572.
Sterilität 392, 589.
Stoffmetamorphose 63.
Stofftransport durch Protoplasmafäden 514.
— durch Säfte 516.
Stoffwanderung 80.
Stoffwechsel der Zelle 63, 85.
Stoffwechselprodukte des Protoplasma 17, 85.
— der Mikroorganismen als Reizmittel für Leukocyten 183.
Strahlenfiguren im Protoplasma 188.
— im Ei der Echinodermen 197, 231—235.
Strychnin. Wirkung auf Samenfäden 176.
Struktur. Verhältnis zur Funktion 520.
— Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Strukturen 519.
Stylonichia 288, 336, 357.
Suberin 116.
Subitaneier 364.
Substitutionstherapie 635.
Symbiose 501—506.
— Flechten, Radiolarien, Aktinien 502, 503.
Symmetrieebne des Eies 563, 585.
Synapsis 328.
Syncytium 475.

Taxis 157.
Teilbildungen von Seeigeleiern 616.

Digitized by Google

Teilbildungen von Amphioxus 616.
— von Ascidiella 617.
— von Triton 617.
— von Ctenophoren 629.
Teilebenen der Zelle. Lage derselben zueinander 245—249.
— Beeinflussung der Lage durch äußere Eingriffe 260—263.
Teilung der Zelle s. Zellteilung 188.
— der Zentralkörperchen 188. Centrosomen 188.
— der Kerne s. Kernsegmentierung, Kernzerschnürung, Vielkernbildung.
— der Chlorophyllkörner 93.
— der Trophoblasten 92.
— der Bioblasten 410, 420.
— der Plasome 59.
Teilungsregeln 240.
Telolecithal 257.
Telophase 193.
Temperatur 584.
— Einfluß auf Geschlechtsbestimmung bei Melonen, Gurken 698.
— — auf Färbung 585.
— Einwirkung auf die Zelle 157, 231.
— Optimum. Maximum 159.
Termiten 539, 593.
Tetraden 299, 307.
Tetraploide Kerne 286.
Tetraster 234.
Theorie der Biogenesis 466, 517, 615, 740, 766.
— der Chromosomenindividualität 195, 221—225, 327.
— der Evolution und Präformation 405.
— der Epigenese 405.
— der organbildenden Keimbezirke 632, 687.
— der organbildenden Substanzen 687.
— der direkten Bewirkung 766.
Thermische Reize 157, 163.
Thermotaxis 163.
Thymus 594, 646.
Thyreoidektomie 643.
Thyreojodin 643.
Tierstock 480.
Toxine 505.
Tradescantia 126, 170, 228.
Transformationen am Knochen 577.
Transfusion 492. Beweis für die Arteigenschaften der Zellen 540.
Transplantation bei Pflanzen 483, 604.
— harmonische und disharmonische 484.
— bei Tieren 485.
— bei Hydra, Rana 485, Regenwürmern 487.
— artgleiche (homoplastische), artungleiche (heteroplastische) 485.
— von Ovarien und Hoden 491, 649.
— Krebszellen 671.
— von Periost 491.
— von Schwanzspitzen (Bert) 488.
— Hauptergebnis der Versuche 492.
— Beweis für die Arteigenschaften der Zelle 493.
Transplantation, Beeinflussung von Pfropfreis und Grundstock 604.
Trianea bogotensis 125.
Triaster 234.
Tritonei, zerlegt und zu Teilbildungen gezüchtet 617.
Tritonlarven. Regeneration 660, der Linse 666.
Tropaeolum 584.
Trophoplast 91.
Tropismus 157.
Trypanosomen 718.
Tuberkelbacillen 505, 608.
Tuberkulinwirkung 184.
Tubalaria 563.
Tüpfel. Intercellularbrücken 503.
Turgor (Turgeszenz) der Pflanzenzelle 75.

Ueberfruchtung 322.
Ueberleben von Zellen und Geweben 669.
Ueberreife der Zeugungsprodukte 358, 669, 706.
Ulothrix 165, 351.
Umkehrversuche beim Froschei, der Schwere entgegen 564.
Unabhängigkeit der Merkmale 434.
Unterlage beim Pfropfen 483.
Urformen der Zeugung 346, 695.
Urgeschlechtszelle 211.
Ursachen des Entwicklungsprozesses, äußere und innere 144.
— auslösende 150.
— Bedeutung der vielen Ursachen 150.
Urzeugung 183, 263—268.
Ustilago violacea 701.

Vakuolen 87.
— kontraktile 88, 139.
Vallisneria 125.
Vanessa. Saisondimorphismus 585.
— Veränderung durch Fütterung 592. Experimente über Vererbung 723.
Vaucheria. Wundheilung 270, 273.
Vegetationskegel. Konstruktion des Zellennetzes in demselben 246.
Vegetationspunkte 245, 478.
Vegetative Affinität 183.
— Vermehrung 290.
Verbindung (biologische) 480.
— der Zellen durch Protoplasmafäden 508.
Verbindungsfäden des Kerns 193, 203.
Verbrauchsstoffe der Zelle 27.
Vereinigung von Organismen
— artgleiche 483.
— symbiontische 501.
— parasitische 504.
— harmonische und disharmonische durch Pfropfung 484.
Vererbung 709.
— ererbter Eigenschaften 711.
— erworbener Eigenschaften 714.
— bei vielzelligen Organismen 710.
— geschlechtsgebundene bei Drosophila 703.
Vergrünung bei Arabisarten 608.

Digitized by Google

Verholzung der Zellhaut 115.
Verkehr der Zellen im Organismus 507.
Verkorkung der Zellhaut 115.
Verwandtschaft, systematische beim Pfropfen 485.
Vielkernbildung 229.
Vielkernigkeit 30.
Vielzellbildung 257.
Vierergruppe der Chromosomen 299, 307.
Vitale Färbung 72.
Vitalismus 143.
Vögel. Veränderung des Gefieders durch Fütterung 592.
Volvocineen 353.
Volvox 355. Intercellularbrücken zwischen den einzelnen Zellen 508.
Volvox globator 355, 473.
Vorticellen 140, 340, 380.

Wabentheorie des Protoplasma von Bütschli 21.
Wachstumskorrelation 636, 662.
Wahlvermögen der Zelle für chemische Stoffe 69.
Wanderkern der Infusorien 339.
Wärmebildung beim Lebensprozeß 66.
Wärmetod 159. Wärmestarre 159.
Wassernetz. Experimente 358.
Weber-Fechnersches Gesetz 157, 181.
Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma 270.
Wintereier 364.
Winterschlaf 603.
Wucheratrophie 556.

Xanthophyll 67.
X-Chromosom 316–322.

Zahlengesetz der Chromosomen 219, 284, 306.
Zea Mays. Einfluß von unterschwefelsaurer Talkerde 698. Bastardierung 434.
Zellbegriff 8, 531.
Zelle 4, 10. Definition von Schleiden und Schwann 5.
— Definition von M. Schultze 8.
— — von Brücke 8.
— als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines höheren Organismus 9, 531.
Zellentheorie. Geschichte derselben 4, 185.
Zellfusionen 475, 513.
Zellhaut. Wachstum derselben 114, 116.
Zelliger Verband 478.
Zellkern. Entdeckung desselben 5, 28.
— Zur Geschichte desselben 5.
— Definition desselben 28.
Zellkern. Form, Größe, Zahl 29.
— haploid und diploid 219, 283.
— Gesetze, welche die Lage desselben in der Zelle bestimmen 240, 271.
— Konstante Lage in Pflanzenzellen 271.
— in tierischen Zellen 273.
— im Ei von Dytiscus 275.
— in sezernierenden Zellen von Nepa 274.
— Einfluß auf die Lebenstätigkeit der Zelle 271–275.
— von Bakterien, Oscillarien 48.
— als Träger der erblichen Anlagen 412.
— Teilung desselben 187.
Zellkolonien 472.
Zellorgane 131, 141.
Zellplatte 203, 258.
Zellsaft 86–89.
Zellteilung 183, 240.
— äquale 250.
— inäquale 251.
— partielle 255.
— superfizielle 257.
— Beeinflussung durch äußere Eingriffe 260.
Zellterritorium 120.
Zellularpathologie 3.
Zellulose. Bildung 84, 114, 497.
— Reaktion 114.
Zentralkörperchen der Zelle 49, 188.
— der Lymphkörperchen 51.
— der Pigmentzelle 51.
— bei Ueberfruchtung 235.
— in unbefruchteten Eistücken der Echinodermen 54.
— im Ei von Ascaris 54.
— der Radiolarien 230.
Zentralspindel 213.
Zentralstäbchen 52.
Zentrifugalkraft 565.
Zentriolen 49, 188, 215.
Zentrolecithal 257.
Zentrosom 50, 188, 195, 215, 295.
Zeugungskreis 288, 469.
Zeugungstheorien 408.
Zirkulation des Protoplasma 125.
Zug. Einfluß auf organische Prozesse 567.
Zugfestigkeit 574.
Zuggurtung 571.
Zuglinien 575.
Zwangslage der Froscheier 564.
Zwergwuchs bei haploider Chromosomenzahl 287, 373.
Zwischenkörperchen des Kerns 103, 194, 203.
Zwitter siehe Hermaphrodit, Hermaphroditismus.
Zygnemazeen. Befruchtung 348.
Zygote 347.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 4752

ed by Google

Das Werden der Organismen.

Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung

von

Oskar Hertwig

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage.

Mit 115 Abbildungen im Text. (XVIII, 690 S. gr. 8°) 1918.

Preis: 24 Mark, geb. 29 Mark.

Inhalt: 1. Die älteren Zeugungstheorien. — 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. — 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. — 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. — 5. Die Umwertung des biogenetischen Grundgesetzes. — 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. — 7. Das System der Organismen. — 8. u. 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. — 10. u. 11. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. — 12. Das Problem der Vererbung. — 13. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. — 14. Lamarckismus und Darwinismus. — 15. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. — 16. Zusammenfassung und Nachwort. — Sachregister.

Biologisches Zentralblatt, 37. Bd., Nr. 3:
. . . Ein kritisches Werk, in das aber auch ein so reiches Tatsachenmaterial verarbeitet ist, daß der Fernerstehende sich sehr wohl orientieren kann über die Gebiete der Deszendenztheorie, die seit Darwins Tagen neu entstanden sind oder gänzlich umgestaltet wurden, wie die morphologischen Grundlagen der Vererbung, die Mendelforschung, die Variationsstatistik, die Mutationstheorie und andere. . . . O. Hertwigs Buch, das so geschrieben ist, daß es auch dem gebildeten Laien zugänglich ist, wird jeder lesen müssen, der sich für allgemeine Biologie ernstlich interessiert, der Forscher wird die darin enthaltenen Hypothesen an seinen Befunden messen müssen, und die Geschichte der Abstammungslehre wird das Werk zu ihren wertvollsten zählen. P. Buchner.

Naturw. Wochenschr., XVI, Nr. 26:
Auch wer den Anschauungen Hertwig's nicht zu folgen vermag und mit Johannsen auf dem Standpunkte steht, daß wir „eine zeitgemäße Theorie der Evolution augenblicklich nicht haben", wird aus dem Hertwig'schen Werke über das Werden der Organismen reiche Anregung schöpfen. Wie Weismanns Vorträge über „Deszendenztheorie", so stellt auch Hertwig's „Werden der Organismen" einen Markstein in der Geschichte der Abstammungslehre dar.
Nachtsheim.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise erhöhen sich durch nachstehende Teuerungszuschläge:

1) Teuerungszuschlag des Verlages:

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke	100 %
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke	50 %
für die 1919 erschienenen Werke	25 %

2) Teuerungszuschlag der liefernden Buchhandlung.

Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet.

Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Digitized by Google

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Alle Preise erhöhen sich durch umstehende Teuerungszuschläge.

Weitere Schriften von

Oskar Hertwig

Direktor des Anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus.

(IV, 119 S. gr. 8°.) 1918. Mk 4.—.

Inhalt: Einleitung. — 1. Der biologische Darwinismus. 2. Der ethische Darwinismus. 3. Der soziale Darwinismus. I. Wege und Ziele der negativen Auslese. II. Wege und Ziele der positiven Auslese. 4. Zur Kritik und Abwehr des sozialen Darwinismus. 5. Der politische Darwinismus. — Das Gebot der Stunde, ein Nachwort.

Die Schrift, welche keine fachwissenschaftlichen Kenntnisse voraussetzt, erschien als Ergänzung des Werkes „Werden der Organismen" und ist für einen weiteren Leserkreis berechnet; sie wendet sich an alle, welche den durch die Literatur des Darwinismus angeregten, vielseitigen Tagesfragen auf dem Gebiete der Ethik, der Hygiene, der Medizin, der Nationalökonomie und der Politik Interesse entgegenbringen.

Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Zehnte, verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 696 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. (XV, 782 S. gr. 8°.) 1915. Mk 15.—
Die elfte Auflage befindet sich im Druck.

Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung und Repetitorium für Studierende und Aerzte. Fünfte, vermehrte Auflage. Mit 416 Abbildungen im Text. (IX, 464 S. gr. 8°.) 1915.
Mk 10.—, geb. Mk 14.—

Das Bildungsbedürfnis und seine Befriedigung durch deutsche Universitäten. Rede, gehalten zur Gedächtnisfeier des Stifters der Berliner Universität, König Friedrich Wilhelm III., in der Aula derselben am 3. August 1905. (31 S. gr. 8°.) Mk 1.—

Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. (IV, 122 S. gr. 8°.) 1909. Mk 3.— (vergriffen)

Die Entwicklung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert. Vortrag, gehalten auf der Versammlung deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. Dez. 1900. Zweite erweiterte Auflage. Mit einem Zusatz: **Ueber den gegenwärtigen Stand des Darwinismus.** (46 S. gr. 8°.) 1908. Mk 1.—

Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Vortrag, gehalten auf dem internationalen Kongreß für Kunst und Wissenschaft in St. Louis (U. St. A.) September 1904. Mit 5 Abbildungen im Text. (30 S. gr. 8°.) 1905. Mk 1.—

Zeit- und Streitfragen der Biologie.

Heft 1: **Präformation oder Epigenese?** Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Mit 4 Textabbildungen. (IV, 143 S. gr. 8°.) 1894. Mk 3.—

Heft 2: **Mechanik und Biologie.** Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux. (IV, 211 S. gr. 8°.) 1897. Mk 4.—

Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Sozialwissenschaft. Universitäts-Festrede mit erklärenden Zusätzen und Literaturnachweisen. (36 S. gr. 8°.) 1899. Mk 1.—

Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich. Vortrag, gehalten in der ersten öffentlichen Sitzung der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Freiburg i. Br. am 18. September 1883. Mit 1 Tafel in Farbendruck. (IV, 50 S. gr. 8°.) 1883. Mk 1.80

FEB 8 1922

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 03348 6716
Digitized by Google

Digitized by Google